SHOUT
SHARE
IT

STA
7315

HARVARD UNIVERSITY

Library of the
Museum of
Comparative Zoology

- ES-S[tuttgarter]

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. Juni 1967 Nr. 174

Die sogenannten „niederen Brachycera" im Baltischen Bernstein

MUS. COMP. ZOOL. LIBRARY. JUL 9 1969 HARVARD UNIVERSITY

(Diptera: Fam. Xylophagidae, Xylomyidae, Rhagionidae, Tabanidae)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 72 Abbildungen

Der vorliegende Beitrag zur Kenntnis der Dipterenfauna des Baltischen Bernsteins beschäftigt sich mit den sogenannten niederen Brachycera.

Von den Familien, um die es sich dabei handelt, sind (abgesehen von den Rhagionidae) bisher nur verhältnismäßig wenige Exemplare im Bernstein gefunden worden.

Das Material, das der folgenden Darstellung zugrunde liegt, verdanke ich den Herren Professor Dr. Fr. Bachmayer (Naturhistorisches Museum Wien, palaeontologische Abteilung), R. Baker (British Museum, Nat. Hist., London, Department of Palaeontology), Professor Dr. R. Dehm (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München), Professor Dr. H. Jaeger (Geologisch-paläontologisches Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin), Dr. Sv. G. Larsson (Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen), Dr. H. Remy (Institut für Paläontologie der Universität Bonn), Professor Dr. O. H. Walliser (Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Göttingen) und Dr. Fr. Westphal (Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Tübingen).

Für rezentes Vergleichsmaterial, Auskünfte und sonstige Hilfe fühle ich mich außerdem den Herren Professor Dr. M. Beier (Wien), Dr. J. G. Chillcott (Ottawa), Dr. W. Hackmann (Helsinki), Professor Dr. E. Lindner (Stuttgart), Dr. J. F. McAlpine (Ottawa), Dr. G. Morge (Eberswalde bei Berlin), H. Oldroyd (London) und B. R. Stuckenberg (Pietermaritzburg) zu großem Dank verpflichtet.

1. Xylophagoidea

Die von manchen Autoren als Familien, von anderen zum Teil als Unterfamilien bezeichneten Brachyceren-Gruppen Coenomyiidae, Pantophthalmidae (= Acanthomeridae), Rachiceridae und Xylophagidae (= Erinnidae) bilden zusammen wohl eine monophyletische Gruppe (Xylophagoidea), die in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Stratiomyioidea stehen dürfte. Diese Annahme läßt sich bisher aber fast nur durch Merkmale der Larven begründen (siehe Hennig 1952), obwohl über diese bisher leider nicht soviel bekannt ist, wie das wünschenswert wäre. Rohdendorf (1964) trennt die Coenomyiidae und „Acanthomeridae" von den Rachiceridae, Xylophagidae und „Solvidae" und nimmt für diese beiden Familien nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu den Tabanidae an. Mit der Morphologie der Larven läßt sich das aber nicht in Einklang bringen.

Frühere Autoren haben auch die Xylomyidae (= Solvidae) mit den Xylophagidae (= Erinnidae) oder mit den Rachiceridae in Verbindung gebracht. Auch diese Ansicht ist unhaltbar. Unter anderen hat Malloch (1932) darauf hingewiesen, daß die Xylomyidae mit den Stratiomyiidae nicht nur durch die Morphologie der Larven, sondern auch durch das Vorhandensein einer festen Prosternalbrücke verbunden sind. Man muß

hinzufügen, daß bei beiden Familien die Randader am Hinterrande des Flügels fehlt und daß die Ader cu_{1b} in charakteristischer Weise gebogen ist und in die Analader (1 a) mündet.

Bei den Xylophagidae, Coenomyiidae (MALLOCH 1932 b) und bei den Rachiceridae (FREY 1954) liegt dagegen eine membranöse Zone zwischen Prosternum und Propleura, und die Costa umzieht den ganzen Flügelrand. Die Analzelle kann zwar ebenfalls geschlossen sein, aber die Vereinigung von cu_{1b} und 1 a ist ganz offensichtlich bei den Xylophagoidea mehrmals unabhängig und konvergent zu der Entwicklung bei den Stratiomyiidae erfolgt. Damit sollte auch die von ROHDENDORF vertretene Annahme, daß die Xylophagidae und Rachiceridae mit den Stratiomyiidae näher verwandt sind als die Xylomyidae (= Solvidae), endgültig erledigt sein (siehe dazu auch S. 14).

Eine andere, tatsächlich noch nicht restlos geklärte Frage ist es, ob bestimmte Gattungen zu den Xylophagoidea gehören oder nicht. Hier wären besonders die Gattungen der Arthroceratinae zu nennen, die JAMES (1965) als Unterfamilie zu den Xylophagidae stellt. Es gibt aber mindestens für eine Gattung *(Bolbomyia)* dieser vielleicht nicht einheitlichen Gruppe und für einige ebenfalls umstrittene Gattungen der Südkontinente (*Atherimorpha, Austroleptis, Arthroteles;* siehe darüber unten S. 22, 29) Gründe, die für die Zugehörigkeit zu den Rhagionidae sprechen, so wie das MALLOCH (1932 b) annimmt. Vor allem ist das die ziemlich scharfe Grenze, die bei diesen Gruppen zwischen dem dicken Grundglied und den folgenden schlankeren Gliedern der Fühlergeißel liegt. Diese Grenze ist auch bei den Rhagionidae, nicht dagegen bei den Xylophagoidea und Stratiomyioidea vorhanden. Wenn es bei einigen (abgeleiteten) Stratiomyiidae zur Bildung eines schlankeren Distalabschnittes der Fühlergeißel kommt, dann liegt hier die Grenze nicht zwischen 1. und 2. Geißelglied, sondern weiter distal (vgl. z. B. die Sarginae). Leider sind von den „Arthroceratinae" und den genannten umstrittenen Gattungen der Südkontinente (*Atherimorpha* usw.) Larven nicht bekannt. Sie könnten wohl die endgültige Aufklärung bringen. Dasselbe gilt für *Heterostomus curvipalpis* Bigot (Chile), eine Gattung und Art, die MALLOCH (1932 a und b) zu den Arthroceratinae und mit dieser ganzen Gruppe zu den Rhagionidae stellt, die aber möglicherweise (wie auch einige andere „Arthroceratinae"?) zu den Coenomyiidae gehören könnte. *Exeretoneura maculipennis* Macquart (Australien) wird meist zu den Nemestrinidae gestellt, dürfte aber nach PARAMONOW (1953) mit *Coenomyia* verwandt sein.

Was nun die Monophylie und die Verwandtschaftsbeziehungen der Teilgruppen der Xylophagoidea anbelangt, so fällt bei den Rachiceridae vor allem die große Zahl der Fühlerglieder (13—39 nach FREY 1954) auf, durch die sie „von allen übrigen brachyceren Dipteren abweichen und ... mit den nematoceren Dipteren (Mücken) übereinstimmen" (FREY 1954). Offenbar auf Grund dieses als „ursprünglich" gedeuteten Merkmals möchte sie FREY „als erste Familie der I. Superfamilie (Tabanoidea) vor die Familie Xylophagidae (Erinnidae) stellen".

Ich bezweifle aber, daß es sich bei dieser hohen Zahl von Fühlergliedern wirklich um ein ursprüngliches Merkmal handelt. Es fällt nämlich auf, daß mehrere Brachyceren-Gruppen, die zu verschiedenen Verwandtschaftsgruppen gehören, einander im übrigen aber sehr ähnlich sind, weil sie mehrere besonders ursprüngliche Merkmale aus dem Grundplan der Brachycera unverändert übernommen haben, sämtlich 8 Geißelglieder (10 Fühlerglieder) besitzen. Das gilt für gewisse Arten der Gattung *Lampromyia* (Vermileoninae: Rhagionidae), für die meisten „Arthroceratinae" (Rhagionidae?), die Pelecorhynchidae, Xylomyidae, gewisse ursprüngliche Stratiomyiidae, für die Coenomyiidae, Xylophagidae und Pantophthalmidae. Man möchte daher annehmen, daß diese Zahl von 8 Geißelgliedern des Fühlers zum Grundplan der Brachycera gehört (das

braucht nicht ganz wörtlich genommen, sondern eine leichte individuelle Variabilität könnte zugestanden werden), und daß sie bei den Rachiceridae sekundär vergrößert wurde. Dafür könnte auch die Tatsache sprechen, daß die Zahl der Fühlerglieder bei den einzelnen Arten dieser Familie sehr verschieden ist (12—39), daß aber alle Arten mit einer besonders großen Zahl von Gliedern wahrscheinlich in beiden Geschlechtern gekämmte Fühler, also ein abgeleitetes Merkmal (siehe unten) besitzen. Die geringste Zahl von Fühlergliedern 12—14 (also 10—12 Geißelglieder) ist nicht bei einer rezenten Art, sondern bei *Electra formosa* Loew aus dem Baltischen Bernstein gefunden worden, und diese Art hat im weiblichen Geschlecht ungekämmte, also wohl ursprünglich gebaute Fühler.

Nach alledem halte ich es für möglich, daß wir die Vergrößerung der Zahl der Fühlerglieder ebenso als abgeleitetes (autapomorphes) Merkmal der Rachiceridae ansehen müssen wie die gemeinsame Mündung von m_3 und m_4 (geschlossene Flügelzelle M_3). Beide Merkmale könnten dann wohl zur Begründung der Monophylie dieser Familie herangezogen werden, bei der Deutung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen müssen sie aber außer Betracht bleiben.

Ein abgeleitetes Merkmal, das die Rachiceridae mit den Xylophagidae teilen, ist die Reduktion der Alula. Obwohl es sich dabei um ein recht triviales Merkmal handelt, das bei den Dipteren oft durch Konvergenz entstanden ist, könnte die Übereinstimmung doch für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Familien sprechen; denn auch im Bau der Larven scheinen beide weitgehend übereinzustimmen (vgl. HENNIG 1952).

Ursprünglicher als die Larven der Rachiceridae und Xylophagidae sind offenbar in manchen Merkmalen die der Coenomyiidae und Pantophthalmidae (vgl. HENNIG 1952). Beide Familien sind auch im Besitze einer wohlausgebildeten Alula ursprünglicher als die Rachiceridae und Xylophagidae. Möglicherweise gilt das auch für den Bau der Fühler: Das letzte (8.) Glied der Fühlergeißel ist hier nämlich kegel- oder pfriemen- bzw. griffelförmig wie bei den Xylomyidae, „Arthroceratinae" u. a. ursprünglichen Rhagionidae, Pelecorrhynchidae und Tabanidae. Vielleicht darf man das als ursprünglich ansehen. Zu einer Verkürzung bzw. Konzentration der Fühler kommt es bei *Coenomyia ferruginea* Scop. durch Verschmelzung des 3. und 4., zum Teil auch 5. Geißelgliedes (Abb. 12). Bei den Xylophagidae dagegen sind die Endglieder der Fühler rundlich; 7. und 8. Geißelglied neigen zur Verschmelzung (Abb. 13, 14).

Was das Vorhandensein eines zahnartigen Höckers am Vorderrande der Hinterhüften bei den Rachiceridae bedeutet, ist unbekannt. Ein gleichartiger Höcker ist auch bei den Rhagionidae (außer Vermileoninae, aber einschließlich Arthroceratinae, mindestens *Arthropeas*), Tabanidae, Xylomyidae (hier aber nur bei ursprünglichen Arten; vgl. S. 17), bei einer wahrscheinlich ursprünglichen Art der Xylophagidae (*Anaxylophagus nitidus* Adams) und bei den Therevidae vorhanden. Er fehlt aber bei den meisten Xylophagidae, den Coenomyiidae und Pantophthalmidae. Für die Rachiceridae wird er nur von KERTESZ und HENNIG (1938: Bernsteinfossilien), nicht mehr aber von neueren Autoren (CARRERA 1945, FREY 1954) erwähnt. Es ist also unsicher, ob er bei allen rezenten Arten vorhanden ist.

Eine sicher monophyletische Gruppe wie die Xylophagidae und Rachiceridae (und vielleicht auch wie die beiden zusammengenommen) bilden die Pantophthalmidae (ausschließlich neotropisch). Für die Coenomyiidae sind dagegen bisher keine abgeleiteten Merkmale angegeben worden.

Rachiceridae und Xylophagidae sind mit Sicherheit im Baltischen Bernstein nachgewiesen (siehe unten). Da Coenomyiidae und Pantophthalmidae ursprünglichere Merkmale besitzen, muß mit Sicherheit angenommen werden, daß sie zur Bernsteinzeit ebenfalls bereits vorhanden waren. Die Deutung älterer Fossilien ist dagegen ganz unsicher. ROHDENDORF (1964) betrachtet die Protobrachycerontidae (mit der einzigen Art

Protobrachyceron liasinum Handlirsch aus dem Oberen Lias von Mecklenburg) als Stammgruppe, aus der die „Solvidae" (= Xylomyidae), Rachiceridae, Xylophagidae und Stratiomyiidae hervorgegangen sein sollen. Das läßt sich indessen nicht begründen. Die beiden auffälligsten Merkmale des Flügels sind die eng benachbarte Lage der Mündungen von m_3 und m_4 und das Fehlen der „Querader" zwischen der Diskoidalzelle und m_4. Beides sind relativ abgeleitete Merkmale. Man müßte entweder annehmen, daß *Protobrachyceron* bereits in eine Teilgruppe der Xylophagoidea oder Stratiomyioidea gehört, bei der diese Merkmale ebenfalls vorhanden sind, oder daß sie bei *Protobrachyceron* unabhängig und konvergent zu bestimmten rezenten Arten entstanden sind. Keine dieser beiden Annahmen läßt sich auch nur mit schwachen Gründen beweisen. In beiden genannten Merkmalen stimmt *Protobrachyceron* (z. B. Fig. 264 bei Hennig 1954) mit *Protovermileo* (Vermileonidae, Abb. 35 der vorliegenden Arbeit) auffallend gut überein. Die Übereinstimmung (im Flügelgeäder!) zwischen *Protobrachyceron* und *Protovermileo* ist auch größer als die zwischen *Protovermileo* und *Archirhagio* (aus dem Malm von Kara-tau), einer Gattung, die zu den Vermileonidae gehören soll (siehe S. 22).

Aber die abgeleiteten Merkmale, die man bei *Protobrachyceron* feststellen kann, sind bei den Brachycera so oft unabhängig entstanden, daß sie keine sicheren Schlüsse erlauben. Das Flügelgeäder allein reicht hier für phylogenetische Schlußfolgerungen einfach nicht aus, und jeder Versuch, mit Hilfe des Flügelgeäders allein Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Protobrachyceron* und bestimmten rezenten Brachyceren-Gruppen herstellen zu wollen, kann die Palaeoentomologie und Phylogenetik nur in Mißkredit bringen.

Familie Rachiceridae

Über „die Gattung *Rhachicerus* Walker und ihre Verwandten im Baltischen Bernstein" habe ich schon früher (1938) berichtet. Seither sind nur 2 größere Arbeiten über die Familie erschienen: Carrera (1945: neotropische Arten) und Frey (1954: orientalische Arten; in dieser Übersicht fehlt aber *aterrimus* Senior-White 1924 von Ceylon).

In meiner Übersicht über das Bernstein-Material hatte ich Sexualdimorphismus im Bau der Fühler als charakteristisches Merkmal der Familie angegeben und gefolgert, daß auch die Bernsteinfossilien mit ungekämmten Fühlern die Weibchen der durch gekämmte Fühler ausgezeichneten Arten sein müßten.

Frey (1954) bestreitet diesen Sexualdimorphismus für die ihm bekannten Arten: „Bei dem mir vorliegenden rezenten orientalischen *Rhachicerus*-Material ist aber ein solcher Sexualdimorphismus nicht vorhanden. Die Fühler sind sowohl bei allen ♂♂ als bei allen ♀♀ ähnlich gebaut, von dem 3. Gliede einseitig lang gekämmt, und die Augen sind bei ♂♀ in der Stirn breit getrennt. In der Tat können hier die Geschlechter nur durch Untersuchung des Baues der Genitalsegmente getrennt werden."

Dazu muß nun allerdings gesagt werden, daß Frey bei nur einer der von ihm angeführten 16 Arten beide Geschlechter kannte. Es ist also keineswegs sicher, daß bei den 5 Arten, die er nur als Männchen kannte, auch die Weibchen gekämmte Fühler haben. Immerhin steht fest, daß bei mindestens 10 orientalischen Arten auch die Weibchen gekämmte Fühler besitzen. Nur bei einer Art (*relicta* Frey, von den Philippinen) ist das mit Sicherheit nicht der Fall. Frey stellt diese Art deshalb in die sonst nur aus dem Bernstein bekannte Gattung *Electra* (mit dem Synonym *Chrysothemis*). Auf die Frage, ob das berechtigt ist, wird noch einzugehen sein (S. 6). Die Fühler des zur gleichen Art gehörenden Männchens waren leider abgebrochen.

Bei den neuweltlichen Arten bestehen offenbar große Unterschiede nicht nur in der Zahl der Fühlerglieder, sondern auch in der Länge ihrer Anhänge. Die Weibchen der neotropischen Arten scheinen meist gekämmte Fühler zu besitzen, und Carrera (1945) hält die Annahme, daß einige der beschriebenen Weibchen einfache Fühler haben, für

der Bestätigung bedürftig. Es ist aber nicht recht einzusehen, warum die Angabe von Loew (1863) über die von ihm aus Cuba beschriebene *R. varipes:* „antennis nigris, maris pectinatis, foeminae simplicibus" falsch sein soll. Nach Curran (1934) sind bei *R. fulvicollis* O. S. (Nordamerika) die Fühler der ♂♂ „subpectinate below", mit 28 bis 35 Gliedern, die der ♀♀ „serrate", mit 21 oder 22 Gliedern. Mindestens hier ist also Sexualdimorphismus deutlich.

Was die Exemplare aus dem Bernstein anbelangt, so ist folgendes auffällig:

Von den beiden verschollenen Exemplaren, die Loew (1850) unter dem Namen *Chrysothemis speciosa* und *Electra formosa* beschrieb, ist das Geschlecht nicht bekannt. Außerdem sind bis jetzt mindestens 8, vielleicht 9 weitere Exemplare bekannt geworden:

Die 5 oder 6 Exemplare mit gekämmten Fühlern sind sämtlich Männchen. Es handelt sich um die beiden von mir (1938, p. 35 unter Nr. 1 und 2) angeführten Exemplare aus der coll. Scheele, jetzt Hamburg, und um je 1 weiteres Exemplar aus den Sammlungen Königsberg, Berlin und Tübingen. Das Exemplar aus Königsberg ist möglicherweise der Syntypus von *Lophyrophorus flabellatus* Meun., vielleicht aber ein bisher noch nicht in der Literatur erwähntes ♂; siehe dazu unten S. 7—8.

Die 3 Exemplare mit einfachen Fühlern (Nr. 3—5 in meiner Übersicht von 1938, p. 35) sind sämtlich Weibchen.

Sowohl bei den Männchen wie bei den Weibchen lassen sich deutlich 2 verschiedene Arten unterscheiden, und die ♀♀ der einen Art stimmen in gewissen Merkmalen des Flügelgeäders (siehe unten) mit der einen „Männchen-Art", die ♀♀ der anderen mit der 2. „Männchen-Art" überein. Die am nächsten liegende Annahme ist unter diesen Umständen doch die, daß uns aus dem Bernstein nicht 4 (2 nur als ♂♂, 2 nur als ♀♀), sondern nur 2 sexualdimorphe Arten vorliegen. Beweisen läßt sich das freilich nicht. Eine Klärung könnte sich nur dann ergeben, wenn etwa kopulierende Pärchen im Bernstein gefunden würden oder wenn unter sehr zahlreichem Material die Verteilung gekämmter und einfacher Fühler und die Verteilung der Zahl der Fühlerglieder und der Merkmale des Flügelgeäders auf die Geschlechter immer so sein sollte, wie bei dem spärlichen bis jetzt bekannten Material. Es ist fraglich, ob diese Voraussetzungen jemals erfüllt sein werden.

Unter diesen Umständen ist es schwierig, die Verwandtschaftsbeziehungen zu klären, die zwischen den Bernsteinfossilien und den rezenten Arten bestehen.

Für die etwa 34 beschriebenen rezenten Arten der Rachiceridae liegen 5 Gattungsnamen vor: *Rachicerus* Walker 1854, *Rhyphomorpha* Walker 1861, *Antidoxion* Snellen van Vollenhoven 1863, *Rhachicerella* Enderlein 1921 und *Gymnorhachicerus* Frey 1954. Der Gattungstypus von *Rhachicerella* (*honestus* O. S., Nordamerika) wird von James (1965) in der Gattung *Rachicerus* aufgeführt, bei der aber das Synonym *Rhachicerella* versehentlich fehlt. *Rhyphomorpha* (*bilineata* Walker von den Molukken) und *Antidoxion* (*fulvicorne* Sn. van V., Java) gelten allgemein als Synonyma von *Rachicerus*. *Gymnorhachicerus* (*pilosus* Frey, Burma) ist wahrscheinlich nur eine durch auffälligere abgeleitete Merkmale ausgezeichnete orientalische Art, deren Beziehungen zu anderen orientalischen „*Rachicerus*"-Arten noch unbekannt sind. Der Versuch einer Gliederung der rezenten Rachiceridae nach ihrer phylogenetischen Verwandtschaft liegt bisher noch nicht vor.

Für die Bernsteinfossilien gibt es 3 Gattungsnamen: *Chrysothemis* Loew 1850, *Electra* Loew 1850 und *Lophyrophorus* Meunier 1902. Möglicherweise beziehen sie sich auf nur 2 Arten, die vielleicht die Namen *Chrysothemis speciosa* Loew und *Electra formosa* Loew führen müssen (siehe unten).

Frey (1954) setzt *Chrysothemis* als Synonym zu *Electra* und stellt in diese Gattung eine rezente Art (*relicta* Frey von den Philippinen), bei der das Weibchen einfache Fühlerglieder besitzt. In der Zahl der Fühlerglieder stimmt diese Art aber mit *Chrysothemis speciosa* und nicht mit *Electra formosa* überein. Leider sind die Fühler des Männchens nicht bekannt.

Man kann bei dem Versuch, die Verhältnisse zu klären, vielleicht von der Arbeitshypothese ausgehen, daß der Bau der Fühler bei den Rachiceridae ursprünglich sexualdimorph war: Die Weibchen hatten einfache, die Männchen gekämmte Fühler, und die Zahl der Fühlerglieder war nicht sehr groß. Diesen Zustand zeigen möglicherweise die beiden (?) Arten aus dem Bernstein, aber auch wenige rezente Arten („*Electra*" *relicta* Frey von den Philippinen und *Rachicerus varipes* Loew aus Cuba). Es ist fraglich, ob man deshalb die betreffenden rezenten Arten mit den Bernsteinfossilien (oder einigen von diesen) in einer Gattung (*Electra* nach Frey 1954) vereinigen darf; denn da es sich um die Übereinstimmung in einem wahrscheinlich ursprünglichen Merkmal handelt, muß man doch mit der Möglichkeit rechnen, daß auch die abgeleiteten rezenten Arten, bei denen die ursprünglich nur den ♂♂ zukommenden Fühleranhänge auch auf die Weibchen übertragen wurden und bei denen sich die Zahl der Fühlerglieder stark vergrößerte, von den sexualdimorphen Arten der Bernsteinzeit abstammen. Die Arten aus dem Bernstein besitzen „einen dreieckigen Einschnitt des inneren Augenrandes in etwas verschiedener Höhe über der Einlenkung der Fühler" (Hennig 1938). Frey (1954) bemerkt dazu, daß in seinem „ganzen Material nur bei *Rh. robustus* n. sp. ein tiefer schmaler Einschnitt des inneren Augenrandes etwas über der Einlenkung der Fühler vorhanden ist". Auch bei „*Electra relicta*" von den Philippinen erwähnt er nichts von einem solchen Einschnitt. Selbst ein rein typologisch denkender, nach der Ähnlichkeit klassifizierender Systematiker sollte wohl Bedenken haben, fossile und rezente Arten, die sich in diesem Merkmal unterscheiden, in die gleiche Gattung zu stellen.

Im übrigen bin ich nicht davon überzeugt, daß der Einschnitt am inneren Augenrande bei den meisten rezenten orientalischen Arten tatsächlich fehlt. Es scheint mir nämlich, daß dieser Einschnitt mit dem Bau der Fühler zusammenhängt: Wenn die Fühler nach oben gelegt werden (Abb. 2), berühren sie den Kopf dort, wo die Augen ausgerandet sind. Wäre der Ausschnitt nicht vorhanden, dann würden die Fühler hier die Augenfacetten berühren. Deshalb möchte ich annehmen, daß der Einschnitt des vorderen Augenrandes bei den Rachiceridae zusammen mit der Verlängerung der Fühler und der Fähigkeit, diese nach oben zu legen, entstanden ist und zum Grundplan der Gruppe gehört. Es wäre zu prüfen, ob Frey dieses Merkmal nicht vielleicht bei den meisten Arten übersehen hat.

Auf jeden Fall wird erst die sorgfältige Durcharbeitung der rezenten Arten nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik die Voraussetzung für eine sichere Deutung der Bernsteinfossilien liefern.

Was diese selbst anbelangt, so bleibt, da die Typen von *Chrysothemis speciosa* und *Electra formosa* verschollen sind und die Zusammengehörigkeit der Geschlechter nicht über jeden Zweifel feststeht, nichts anderes übrig, als im folgenden die für sie geschaffenen Namen einzeln anzuführen und bei jedem einzelnen Überlegungen darüber anzustellen, welche der heute vorliegenden Exemplare zu ihm gehören könnten.

1. *Chrysothemis speciosa* Loew

1850 Programm Realschule Meseritz, p. 39

Loew hatte, wie schon gesagt, 2 Arten aus dem Bernstein beschrieben, die offenbar zu den Rachiceridae gehören. Von beiden Arten kannte er nur je ein Exemplar. Leider sagt er nichts über das Geschlecht. Die Artnamen *speciosa* (schön, prachtvoll) und *formosa* (schön) könnten auf Männchen hindeuten, denn nur diese fallen durch ihre prachtvoll gekämmten Fühler auf (Abb. 1—4), während die Weibchen (Abb. 5, 6) verhältnismäßig unscheinbar sind. Andererseits fällt auf, daß er für die Gattungen die Namen der beiden Töchter des Agamemnon wählte. Aber das muß wohl notwendigerweise bedeuten, daß seine beiden Bernsteinfossilien Weibchen waren. Auf jeden Fall nennt er als Merkmale nur die Zahl der Fühlerglieder. *Chrysothemis speciosa* hatte „23-gliedrige Fühler". Dieses Merkmal besitzt von den mir vorliegenden Stücken nur ein Männchen, das nachstehend unter dem Namen *Lophyrophorus flabellatus* Meunier an-

geführt ist. Nimmt man an, daß im Bernstein tatsächlich nur 2 Arten aus der Familie Rachiceridae vorkommen, dann wäre daraus zu schließen, daß *Lophyrophorus flabellatus* Meunier mit *Chrysothemis speciosa* Loew identisch ist. Mindestens vorläufig dürfte es aber besser sein, den Namen Loews als nomen dubium zu betrachten und die vorliegenden Exemplare mit dem besser begründeten und allgemeiner bekannten Namen *Lophyrophorus flabellatus* Meunier zu bezeichnen. Übrigens verdanke ich den Herren R. Baker (London) und Professor Dr. H. Jaeger (Berlin) die Mitteilung, daß weder im British Museum noch in der paläontologischen Sammlung der Humboldt-Universität Berlin mit dem Namen „*Chrysothemis speciosa*" bezeichnete Exemplare vorhanden sind. Nur in diesen beiden Sammlungen haben sich bis jetzt Bernsteinfossilien gefunden, die Loew aus der Sammlung Berendt beschrieben hatte.

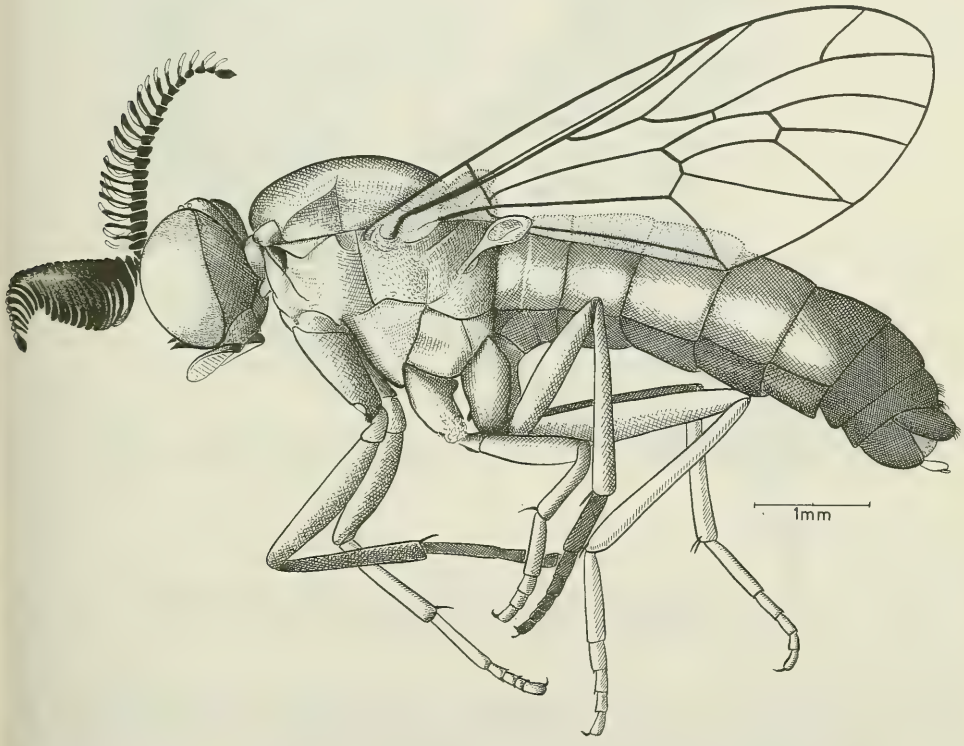


Abb. 1. Habitus des Männchens von *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (Königsberger Bernsteinsammlung Nr. α 488).

2. *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (Synonym zur vorstehenden Art?)

1902 Meunier, Ann. Sci. Nat. Zool. Paris 16, p. 398, Fig. 2—5: Fühler ♂, ♀, Flügel
1938 Hennig, Zool. Anz. 123, p. 33—41, Fig. 3, 9: ♀ Kopf, Flügel

Meunier hat diese Art nach 2 Exemplaren der Königsberger Sammlung beschrieben: einem ♂ mit der Nummer 190 und einem ♀ mit der Nummer 22287. Das ♀ mit der von Meunier angegebenen Nummer (genauer: Z 22287) ist in der Sammlung noch heute vorhanden, dagegen kein ♂ mit der Nummer 190. Dafür ist aber ein anderes männliches Exemplar mit der Nummer α 488 vorhanden, das mit der von Meunier gegebenen Beschreibung übereinstimmt. Ich halte es für möglich (siehe dazu auch unten S. 15), daß die von Meunier angegebene Nummer 190 auf die Sammlung Klebs hin-

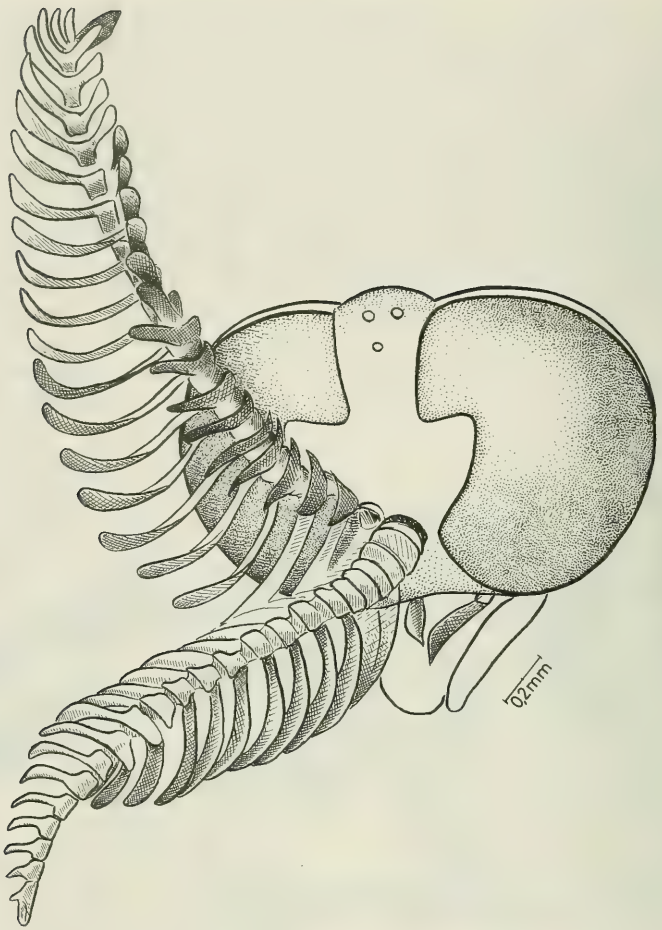


Abb. 2. Kopf des Männchens von *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (Königsberger Bernsteinsammlung Nr. α 488).

weist und daß die Nummer bei Übernahme in die Staatliche Bernsteinsammlung geändert wurde. Dann wäre also das ♂ mit der Nummer α 488 der männliche Syntypus von *L. flabellatus*. Sicher ist das aber nicht. MEUNIER gibt als Zahl der Fühlerglieder 21 an. Das ♂ Nummer α 488 hat aber 23 Fühlerglieder (wie *Chrysothemis speciosa*, siehe oben), also 21 Geißelglieder. MEUNIER müßte also beim ♂ die Zahl der Geißelglieder, beim ♀ (15 Glieder, das ist, wie der erhaltene Typus zeigt, wirklich die Zahl der Fühler- und nicht die der Geißelglieder) die der Fühlerglieder angegeben haben. Unwahrscheinlich ist das nicht, weil beim ♀ die beiden Grundglieder nicht von den Geißelgliedern verschieden sind, während sie beim ♂ keine Anhänge besitzen wie die Geißelglieder und nur schwer zu erkennen sind.

Die Fühler des ♂ dieser Art (Abb. 4) unterscheiden sich von denen aller anderen bekannten fossilen und rezenten Arten dadurch, daß sie an jedem Geißelglied 2 in der Länge nur wenig verschiedene Anhänge besitzen, also „doppelt gekämmt" sind. Das ♀ hat dagegen, wie gesagt, einfache Fühler und eine geringere Zahl von Gliedern. Beide Geschlechter stimmen im Flügelgeäder darin überein, daß die Gabel des Radial-

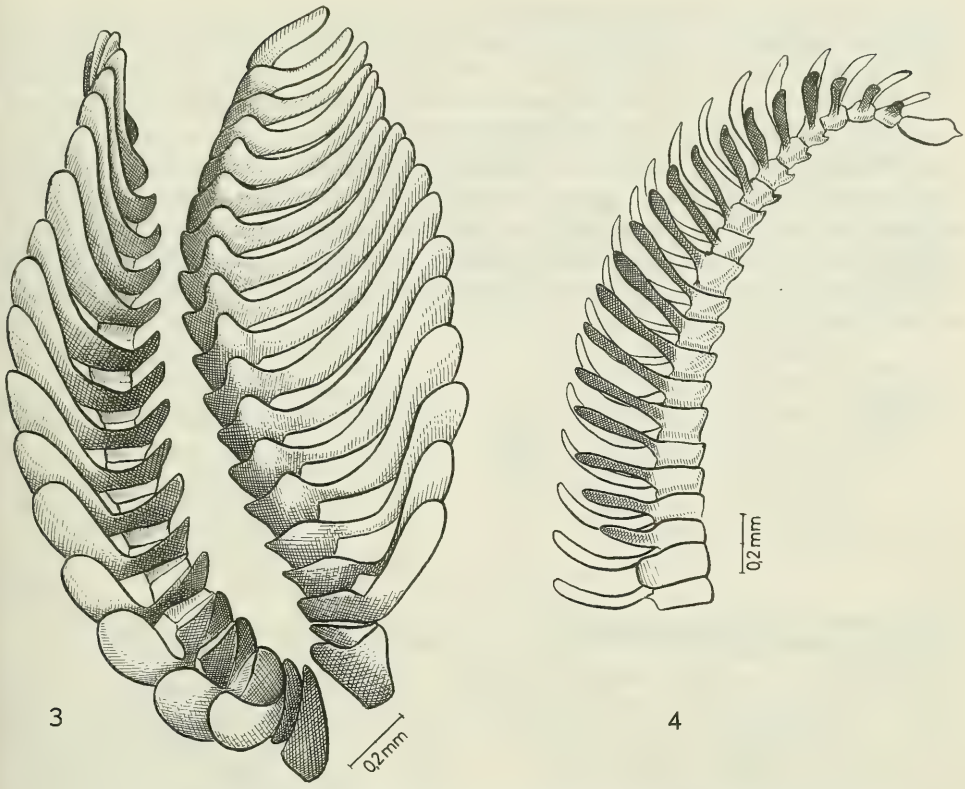


Abb. 3—4. Fühler des Männchens von *Electra formosa* Loew (3: Exemplar aus Berlin) und *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (4: Königsberger Bernsteinsammlung Nr. α 488).

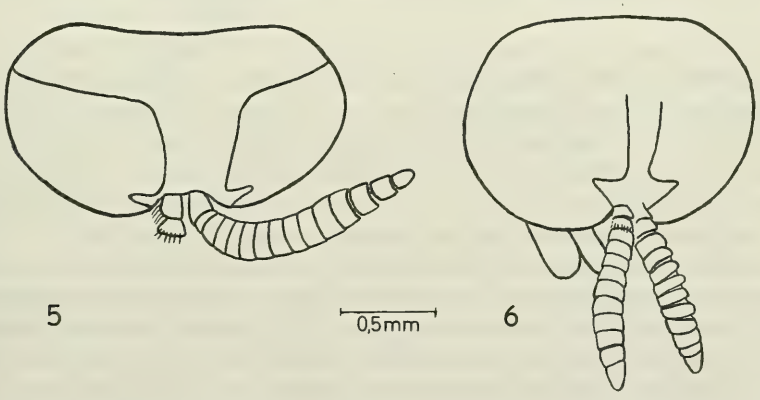


Abb. 5—6. Kopf des Weibchens von *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (5: Syntypus aus der Königsberger Bernsteinsammlung Nr. Z 22287) und *Electra formosa* Loew (6: Berliner Exemplar). Nach Hennig 1938.

sektors verhältnismäßig kurz und breit ist (Abb. 7,8). Auch in der Länge der m_3 und der Gestalt der Diskoidalzelle und schließlich in der Breite der Stirn besteht Übereinstimmung. In allen diesen Merkmalen unterscheidet sich die Art in beiden Geschlechtern von der folgenden *(Electra formosa)* mehr oder weniger deutlich.

3. *Electra formosa* Loew (Abb. 3, 6, 9, 10)

1850 Loew, Programm Realschule Meseritz, p. 39
1921 Enderlein, Mitt. zool. Mus. Berlin 10, p. 167
1938 Hennig, Zool. Anz. p. 33—41, Fig. 4—7, 10—12: ♂♀ Kopf, ♂♀, Hinterhüften, Flügel, zum Teil als *Rhachicerus* spec. und *Lophyrophorus* spec.

Loew hatte von dieser Art nur angegeben, daß sie „13-gliedrige Fühler" besitzt. Das einzige Exemplar, das er kannte, ist verschollen (siehe dazu oben unter 1. *Chrysothemis speciosa* Loew). Später hat Enderlein eine ausführlichere Beschreibung nach 2 Exemplaren des Zoologischen Museums Berlin veröffentlicht. Diese beiden ♀♀ konnte ich 1938 untersuchen und Enderleins Beschreibung ergänzen. Weitere ♀♀ sind nicht bekannt geworden.

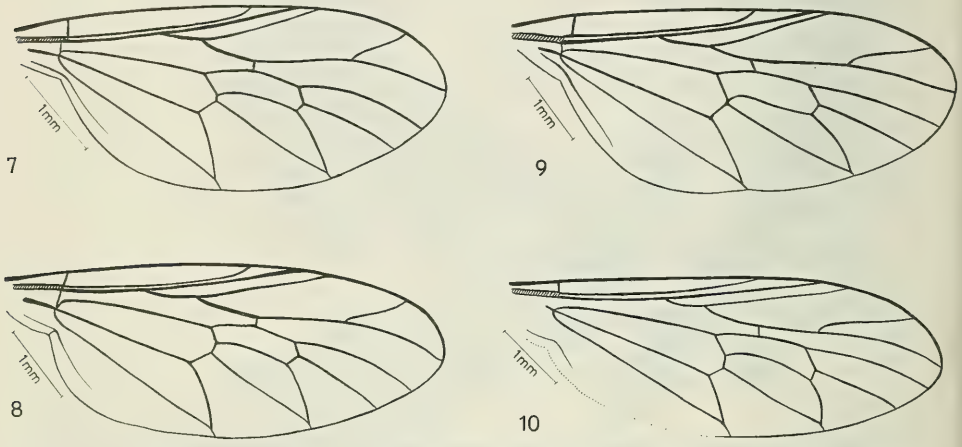


Abb. 7—10. Flügel von *Lophyrophorus flabellatus* Meunier (7: ♂ der Königsberger Bernsteinsammlung Nr. α 488; 8: ♀ der Königsberger Bernsteinsammlung Nr. Z 22287) und *Electra formosa* Loew (9: ♂ aus Berlin; 10: ♀ nach Hennig 1938, Fig. 12).

Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß die ♂♂, die ich 1938 aus der Sammlung Scheele (heute im Geologischen Staatsinstitut, Hamburg) als „*Lophyrophorus* spec." und „*Rhachicerus* spec." angeführt habe, zur gleichen Art gehören. Als Unterschied gab ich 1938 an, daß bei dem einen ♂ („*Lophyrophorus* spec.") die „Fühleranhänge nach 2 Seiten hin ausgebildet" seien, während das bei dem andern („*Rhachicerus* spec.") nicht der Fall sein sollte. Ich glaube heute, daß der Unterschied in Wirklichkeit nicht besteht und daß die kürzeren inneren Anhänge bei dem einen der beiden ♂♂ lediglich durch weißliche Trübungen verhüllt sind. Da mir damals das ♂ von *Lophyrophorus flabellatus* nur durch Meuniers Beschreibung bekannt war, glaubte ich, das mir vorliegende ♂ mit den deutlich „doppelt gekämmten" Fühlern mit dieser Art vergleichen zu können. Inzwischen hat sich gezeigt, daß bei den wirklichen ♂♂ der Gattung *Lophyrophorus* die beiden Fortsätze eines jeden Fühlergliedes fast gleich lang sind (siehe oben), während bei den ♂♂ aus der coll. Scheele und weiteren Exemplaren die inneren Fortsätze sehr viel kürzer sind als die äußeren. Zwei weitere ♂♂ (aus dem Geologisch-paläontologischen Institut der Universität Tübingen und aus dem Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität Berlin) stimmen im Bau der Fühler genau mit denen der Sammlung Scheele überein. Bei dem einen (Tübingen) sind 19, bei dem anderen (Berlin) sind 16 Geißelglieder vorhanden. Bei den Exemplaren aus der Sammlung Scheele waren (nach meinen Abbildungen von 1938 zu urteilen) die entsprechenden Zahlen 18 und 16. Ich glaube nicht, daß man deswegen verschiedene Arten an-

nehmen muß. Vielmehr unterlag die Zahl der Fühlerglieder auch bei *Electra formosa* offenbar der individuellen Variabilität. Von den rezenten Arten sind meist nur einzelne Exemplare bekannt. Beim ♂ von *Rachicerus fulvicollis* Haliday veriiert die Zahl der Fühlerglieder nach Curran (1934) aber zwischen 28 und 35.

Electra formosa unterscheidet sich demnach von *Lophyrophorus flabellatus* (? = *Chrysothemis speciosa*) in beiden Geschlechtern durch die etwas geringere Zahl der Fühlerglieder (die aber bei beiden Arten im männlichen Geschlecht größer ist als im weiblichen), die schmälere Stirn, die schmälere und längere Gabel des Radialsektors und geringfügige Unterschiede in der Form der Diskoidalzelle. Beim ♂ von *Electra formosa* sind die inneren Anhänge der Geißelglieder des Fühlers viel kürzer als die äußeren, während sich die beiden Anhänge beim ♂ von *Lophyrophorus flabellatus* in der Länge kaum unterscheiden.

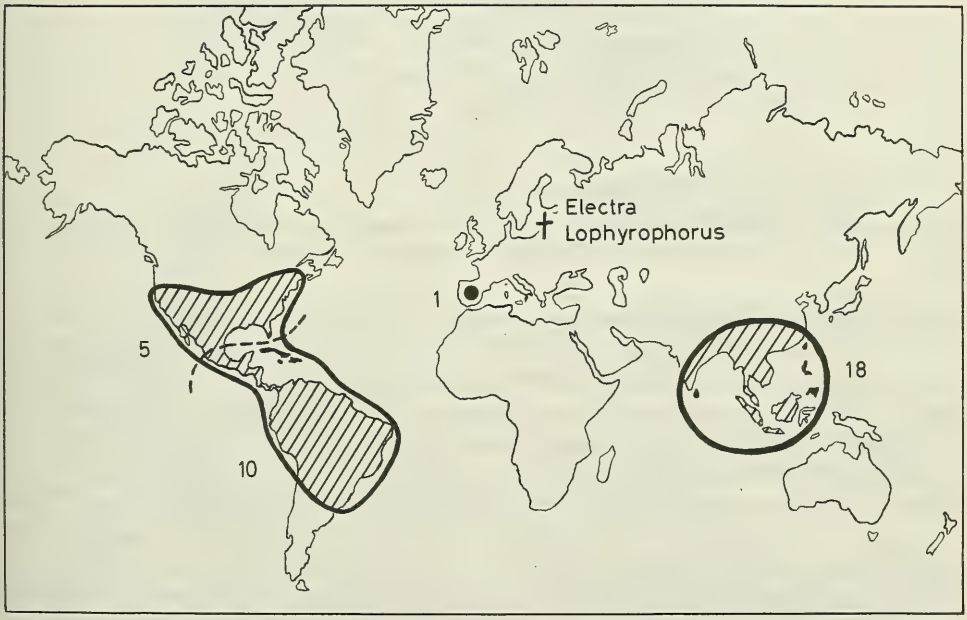


Abb. 11. Geographische Verbreitung der Familie Rachiceridae.

Familie Xylophagidae (= Erinnidae)

Die Familie umfaßt nicht mehr als 15—20 Arten, die alle in der holarktischen Region verbreitet sind. Loew (1850, p. 39) hat eine Art „*Xylophagus Mengeanus*“ aus dem Baltischen Bernstein erwähnt, ohne sie zu beschreiben. Er gibt nur an: „Ein schöner, großer *Xylophagus*, den ich *X. Mengeanus* nenne.“ Später hat Meunier (1909 a) eine 2. Art unter dem Namen *Xylophagus eridanus* nach 2 Exemplaren aus der Sammlung Klebs beschrieben. Diese beiden Exemplare sind verschollen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich eine leere Tüte mit der Aufschrift „*Xylophagus eridanus* ♀“ und der Nummer K. 205.

Meunier (1909 a) glaubte in der Königsberger Sammlung das Exemplar einer 2. Art (♂, No. 1702) gesehen zu haben, in der er *Xylophagus mengeanus* wiedererkennen wollte. Die Art sollte sich von *eridanus* nicht nur durch die Größe (Flügellänge 8 mm gegenüber 4½ [♂] bzw. 6 [♀] mm bei *eridanus*), sondern auch durch den

robusteren Körper unterscheiden. „Les ailes sont longues, assez larges et la cellule discoidale est visiblement plus allongée." Das ist die erste gültige Beschreibung. Aber auch dieses Exemplar ist verschollen.

Das einzige nachweisbare Exemplar einer Art aus der Familie Xylophagidae ist daher zur Zeit 1 ♀ in Universitetets Zoologiske Museum Kopenhagen. Nach der Größe (Flügellänge) zu urteilen, dürfte es zu *X. mengeanus* gehören.

Bisher wird bei den Xylophagidae meist nur 1 Gattung, *Xylophagus*, angenommen. James (1965) unterscheidet in Nordamerika 3 Untergattungen: *Anaxylophagus* (mit der einzigen Art *nitidus* Adams), *Archimyia* und *Xylophagus* s. str.

Anaxylophagus hat nach Malloch, Greene & McAtee (1931) einen Höcker am Vorderrande der Hinterhüften. Das 1. Fühlerglied ist nicht mehr als 2mal so lang wie dick. Über die Zahl der Fühlerglieder wird leider nichts angegeben.

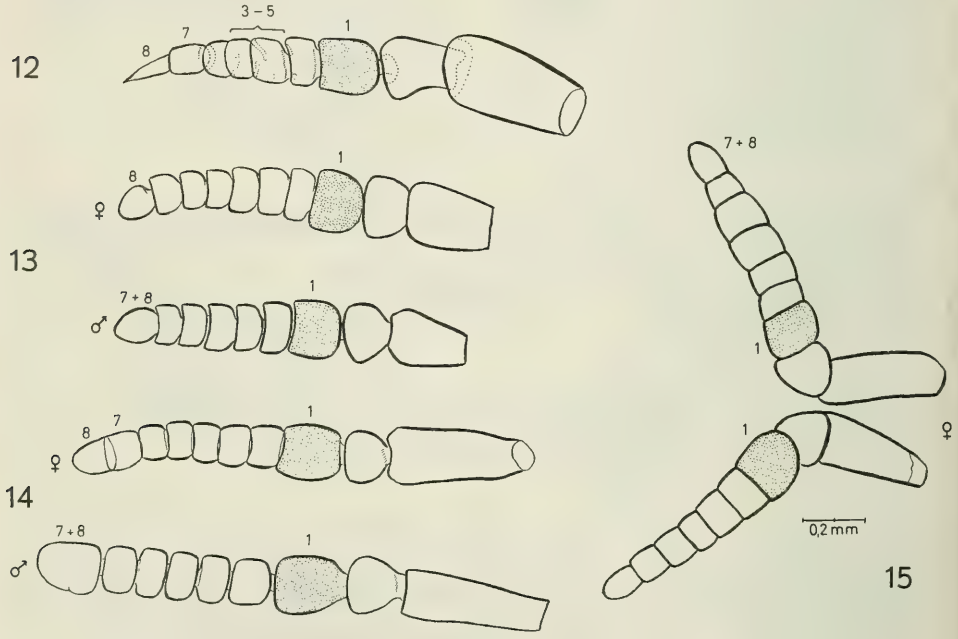


Abb. 12—15. Fühler von *Coenomyia ferruginosa* Scopoli (12), *Xylophagus cinctus* Meigen (13: ♂♀), *Xylophagus ater* Meigen (14: ♂♀) und *Xylophagus mengeanus* Loew (15: Baltischer Bernstein, Exemplar aus Univ. Zool. Museum Kopenhagen).

Archimyia unterscheidet sich nach Enderlein (1921) von *Xylophagus* durch das längere 1. Fühlerglied (3mal so lang wie dick; bei *Xylophagus* ist es nach Pleske 1926 tonnenförmig und kaum doppelt so lang wie breit) und dadurch, daß „die eingedrückte mediane Längslinie der Stirn fehlt oder nur ganz vorn unscharf angedeutet ist". Dazu kommt, daß bei *Archimyia* (mindestens bei dem Gattungstypus: *ater* Meig.; Abb. 14) in beiden Geschlechtern (aber beim ♀ deutlicher getrennt als beim ♂) 8 Geißelglieder im Fühler (7. und 8. wenigstens auf der Innenseite getrennt), bei *Xylophagus* (mindestens bei dem Gattungstypus: *cinctus* Meigen; Abb. 13) dagegen allein beim ♀ 8, beim ♂ aber nur 7 Geißelglieder vorhanden sind.

Das vorliegende Exemplar von „*Xylophagus mengeanus*" (Bernstein) hat, obwohl es ein ♀ ist, nur 7 deutliche Geißelglieder (Abb. 15) und ein verhältnismäßig langes

1. Fühlerglied. Leider ist dieses einzige Exemplar so schlecht erhalten, daß nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann, ob ein knopfförmiger Höcker am Vorderrande der Hinterhüfte vorhanden ist. Ich glaube ihn aber zu erkennen. Dann würde die Bernstein-Art mit der vielleicht in diesem Merkmal ursprünglichsten rezenten Art (*nitidus:* White Mountains, New Hampshire) übereinstimmen. Hoffentlich findet sich einmal ein besser erhaltenes Exemplar und vor allem ein ♂, das Aufschluß über die Zahl der Geißelglieder in diesem Geschlecht ermöglicht.

Zur Zeit ist jedenfalls nicht möglich, zu entscheiden, welche phylogenetischen Beziehungen zwischen der vorliegenden Bernstein-Art und den rezenten Xylophagidae bestehen mögen. Im übrigen bin ich nicht davon überzeugt, daß die von MEUNIER angegebenen Merkmale genügen, um die Existenz zweier verschiedener Arten, *eridanus* und *mengeanus*, im Baltischen Bernstein zu begründen.

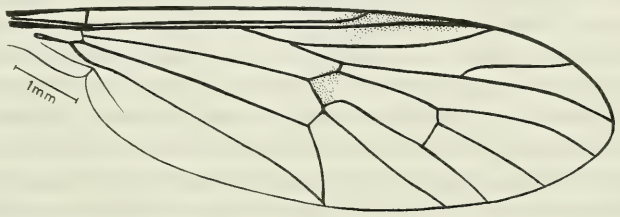


Abb. 16. Flügel von *Xylophagus mengeanus* Loew (Baltischer Bernstein; Exemplar aus Universitetets Zoolog. Museum Kopenhagen) mit Resten der Flügelzeichnung.

Reste der Flügelzeichnung (Abb. 16) lassen vermuten, daß die Bernstein-Art ähnlich gezeichnete Flügel hatte wie die rezenten Arten.

LOEW (1850) hat bei den Xylophagidae noch eine Gattung *Bolbomyia* beschrieben, von der aber heute feststeht, daß sie zu den Rhagionidae gehört (siehe S. 31). Ungedeutet bleibt dagegen die rätselhafte Gattung *Habrosoma* (mit der Art *antiqua* Loew), deren Typus leider verschollen ist. Er ist, wie mir die Herren R. BAKER und Professor Dr. H. JAEGER freundlicherweise mitteilten, weder im British Museum noch in der paläontologischen Sammlung der Humboldt-Universität Berlin vorhanden.

Schließlich hat MEUNIER (1909 a) noch eine Art *Arthropiella eocenica* beschrieben, deren Typus ebenfalls nicht aufzufinden ist. In der Königsberger Sammlung befindet sich nur eine leere Tüte mit der Aufschrift „*Arthropiella eocenica* ♀" und der Nummer K. 103. Nach MEUNIER sollen die Fühler 12 Glieder (einschließlich der beiden Grundglieder) gehabt haben („En réalité les antennes ont douze articles"). Das ist merkwürdig, da sonst bei den Brachycera, mit Ausnahme der *Rachiceridae*, nur 10 Fühlerglieder (8 Geißelglieder) vorkommen. Man könnte aber an *Glutops* denken, bei der CURRAN (1934, Fig. 10) ebenfalls 12 Fühlerglieder abbildet. Jedenfalls kann *Arthropiella* wohl nur zu den Arthroceratinae (auf die der Gattungsname hindeutet) oder zu den Xylophagidae gehört haben. (Siehe Nachtrag S. 51.)

2. Stratiomyioidea

Die beiden Familien Xylomyidae (= Solvidae) und Stratiomyiidae bilden zusammen zweifellos eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung. Diese Erkenntnis bringt LINDNER (1936—1938) vollkommen richtig dadurch zum Ausdruck, daß er beide in einer „Familie Stratiomyiidae" zusammenfaßt. Bei ihm werden allerdings die „Solvinae" (die den Xylomyidae neuerer Autoren entsprechen) nur als erste in einer Reihe von 7 verschiedenen (paläarktischen) „Unterfamilien" geführt. Dadurch geht die Erkenntnis verloren, daß zwischen den „Solvinae" und allen übrigen Stratiomyiidae offenbar ein Schwestergruppenverhältnis besteht (vgl. HENNIG 1954). Man muß, um

das zum Ausdruck zu bringen, entweder innerhalb der Familie Stratiomyiidae sensu Lindner Zwischenkategorien einführen und etwa die „Solvinae" als einzige Vertreter einer „1. Unterfamilienreihe" allen übrigen Unterfamilien, die in einer „2. Unterfamilienreihe" zusammenzufassen wären, gegenüberstellen oder, wie neuere Autoren (z. B. James 1965) das tun, 2 Familien, Xylomyidae und Stratiomyiidae, unterscheiden, die man dann allerdings etwa als Überfamilie Stratiomyioidea zusammenfassen müßte, um das zwischen ihnen bestehende Schwestergruppenverhältnis erkennbar werden zu lassen.

Wir ziehen diesen Weg vor, weil das wahrscheinlich verhältnismäßig hohe Alter der beiden Gruppen diese dann mit anderen Dipterenfamilien besser vergleichbar macht.

Auch Hendel (1936/37) unterscheidet eine „Superfamilie Stratiomyioidea" mit 2 Familien: Solvidae und Stratiomyiidae. Leider schließt er aber die „Rhachicerinae" als Unterfamilie in die Familie Solvidae ein. Das ist ein Rest der alten Unsicherheit, die früher über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Xylomyidae (= Solvidae) und den Xylophagidae — Rachiceridae — Coenomyiidae bestand. Sie war dadurch bedingt, daß die Xylomyidae in ihren Imaginalmerkmalen, namentlich im Flügelgeäder, die ursprünglichsten Stratiomyiidae sind und in diesen Merkmalen noch kaum vom Grundplan der Brachycera und von den Xylophagoidea abweichen.

Namentlich die Larven, aber auch einige Merkmale des Flügelgeäders (vor allem das Fehlen der Randader am Hinterrande des Flügels) und die sklerotisierte Prosternalbrücke lassen aber keinen Zweifel darüber bestehen, daß die Xylomyidae mit den Stratiomyiidae näher verwandt sind als die Xylophagoidea. Zwischen diesen und den Stratiomyioidea (Xylomyidae + Stratiomyiidae) scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen.

Leider hat auch Rohdendorf (1964) die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppen nicht klar erkannt, denn er läßt in seinem Stammbaum (l. c., Fig. 84) die „Rachiceridae" und „Xylophagidae" mit den Stratiomyiidae näher verwandt sein als die „Solvidae". Diese sachlich nicht begründeten Unsicherheiten müssen auch die Deutung der mesozoischen Fossilien beeinflussen.

Rohdendorf (1938) beschrieb aus dem Malm (ursprünglich als Dogger gedeutet) von Kara-tau 2 Arten, die er in die „Familie Stratiomyiidae" stellte: *Archisargus pulcher* und *Palaeostratiomyia pygmaea*. Später (1962 und 1964) betrachtete er *Archisargus* (1938 noch „ohne Zweifel eine echte Stratiomyiide") als einen Seitenzweig der Stammgruppe, aus der die gesamten Xylomyidae („Solvidae"), Rachiceridae, Xylophagidae und Stratiomyiidae hervorgegangen sein sollen. *Palaeostratiomyia pygmaea* (1938: „von allen anderen bekannten Stratiomyiiden weit entfernt") dagegen wird (als einziger Vertreter der „Familie Palaeostratiomyiidae") nach wie vor in die Stammgruppe der Stratiomyiidae, und zwar nur dieser Familie, gestellt. Ich habe an dieser Zuordnung (1954) ziemlich heftig Kritik geübt und mich auch durch die neueren Arbeiten Rohdendorfs nicht davon überzeugen lassen können, daß ich damals Unrecht hatte.

Das einzige, was für die Zugehörigkeit von *Palaeostratiomyia* zur Stammgruppe der Stratiomyiidae sprechen könnte, ist die breite „fliegenartige" Körpergestalt. Dann aber müßte *Palaeostratiomyia* wohl gar zu einer Teilgruppe dieser Familie gehören, denn die Xylomyidae, Beridinae und Chiromyzinae haben, offenbar als ursprüngliches Merkmal, noch einen relativ schlanken Körper. Wir müßten, wenn wir *Palaeostratiomyia* in die Stammgruppe der Stratiomyiidae (und nicht etwa in die der Xylomyidae + Stratiomyiidae) oder gar in eine Teilgruppe dieser Familie stellen, annehmen, daß die charakteristischen abgeleiteten Flügelmerkmale, in denen die Xylomyiidae und alle Stratiomyiidae übereinstimmen (vor allem die geschlossene Analzelle mit der konvexen cu_{1b} und auch die ziemlich starke Divergenz der hinteren Äste des Radialsektors, r_4

und r_5; die Unvollständigkeit der Randader mag bei den Fossilien ebenso wenig erkennbar sein wie eine eventuell vorhandene Prosternalbrücke), konvergent entstanden sind, denn *Palaeostratiomyia* zeigt nichts davon. Der annähernd parallele Verlauf von r_4 und r_5 und der wellenförmige r_2 erinnern eher an Rhagionidae.

Die selbständige Existenz der Stratiomyioidea im Oberen Jura mag durch den Nachweis von Rhagionidae (siehe S. 22) und andere Erwägungen besser begründet sein als durch den Fund von *Palaeostratiomyia*. Auf keinen Fall kann (wie das nach Rohdendorfs Deutungen der Fall sein müßte) als begründet gelten, daß die Familien Xylomyidae (= Solvidae) und Stratiomyiidae, die sehr wahrscheinlich eine gemeinsame Stammart hatten, im Oberen Jura schon getrennt waren.

Aus dem Baltischen Bernstein sind einige Arten beschrieben worden, die ohne Zweifel zu den Stratiomyiidae gehören: *Hermetiella bifurcata* Meunier (1909, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 32, p. 264; nach Cockerell 1910 vielleicht zu den Beridinae gehörend) und *Cacosis sexannulata* Meunier (1910, Bull. Soc. Ent. France, p. 199). *Beris* spec. (Helm 1896, siehe Handlirsch 1908) mag mit einer dieser Arten identisch sein.

Leider sind die Typen aller dieser Arten verschollen, und andere Exemplare sind seither nicht gefunden worden. Der trotzdem unbezweifelbare Nachweis echter Stratiomyiidae im Baltischen Bernstein (eine noch ältere Art, *Sargus vetus*, ist von Cockerell 1921 aus dem Eocän von Colorado beschrieben worden) macht es auch sicher, daß deren Schwestergruppe, die Familie Xylomyidae, zur Bernsteinzeit schon als selbständige Gruppe vorhanden gewesen sein muß. Das wird durch die nachstehend beschriebene Art bestätigt.

Solva nana (Loew) (Abb. 17, 19, 23, 26)

1850 Loew, Programm Realschule Meseritz, p. 40: *Arthropeas*
1909 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 32, p. 262, Fig.

Vorliegendes Material:

1 Exemplar Nr. In 22117, British Museum (Nat. Hist.), Dept. of Palaeontology. Mit den handschriftlichen, zweifellos von Loew stammenden Angaben „*Arthropeas*" und (mit Bleistift) „Acanthom." und der weiteren Angabe „Dr. H. Loew Coll., Purchd. F. A. B. Lord 1922".
1 ♀ Nr. Z 8285, Königsberger Bernsteinsammlung.
1 Exemplar Nr. Ar. 1326 Geolog.-paläontolog. Institut der Universität Tübingen.

Die Art wurde von Loew (1850) in die Gattung *Arthropeas* gestellt, die er selbst kurz vorher auf eine sibirische Art begründet hatte. Er ordnete die Gattung in die „Familie Acanthomerina" ein. Sie gehört aber in eine vorwiegend nearktische Gruppe von umstrittenen Gattungen („Acanthocerinae"), die mindestens zum Teil zu den Rhagionidae (siehe S. 29), zum Teil vielleicht (?) zu den Xylophagoidea gehören.

Von der im Bernstein gefundenen Art kannte Loew „nur ein einziges Individuum". Es ist sehr wahrscheinlich das jetzt im British Museum aufbewahrte Exemplar. Später erwähnt Meunier (1909) ein weiteres Exemplar aus der Sammlung Klebs (No. 299). Ein Bernsteinstück mit der von Meunier angegebenen Nummer hat sich nicht finden lassen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich aber ein, wahrscheinlich von Meunier, als „*Arthropeas nana* ♀" bezeichnetes Exemplar mit der Nummer Z 8285. Es ist möglich, daß es sich dabei um das von Meunier beschriebene Exemplar handelt, das bei der Übernahme der Coll. Klebs durch die Staatliche Bernsteinsammlung in Königsberg eine neue Nummer erhielt. Fraglich ist, welches von diesen beiden Exemplaren als Holotypus gelten muß. Loew erwähnt das Stück, das ihm vorlag, nur indirekt in einer Bemerkung über das ebenfalls einzige ihm bekannte Exemplar von *Arthropeas sibirica:* „Es ist in all und jeder Beziehung der *Arthropeas nana* im Bernstein ganz überaus ähnlich, nur merklich größer." Eine wirkliche Beschreibung der Art gab erst Meunier (1909). Sachlich ist die Frage bedeutungslos, da alle 3 oben erwähnten Exemplare ohne Zweifel zur gleichen Art gehören. Es ist vielleicht notwendig, das ausdrücklich zu betonen, da sich

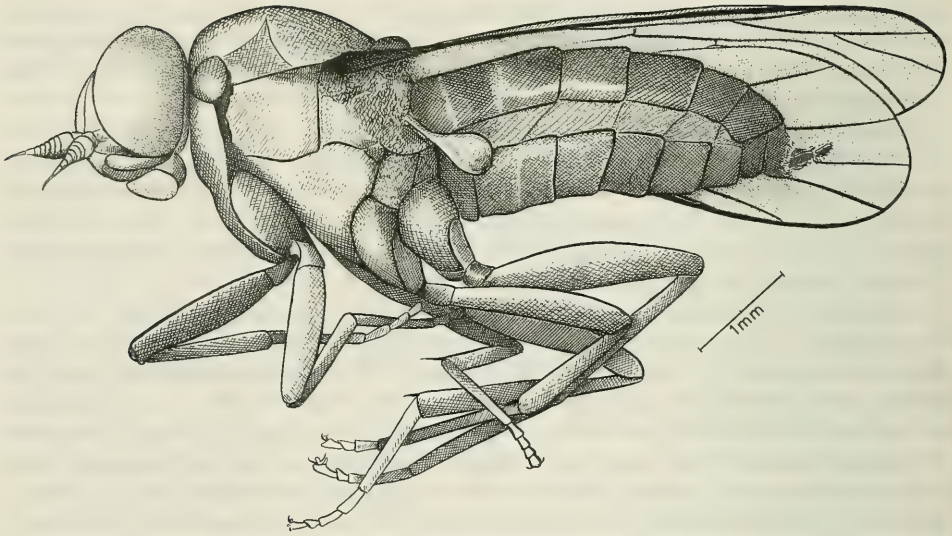


Abb. 17. Habitus von *Solva nana* (Loew). Exemplar Nr. Z 8285 „*Arthropeas nana*" der Königsberger Bernsteinsammlung.

das Londoner Exemplar aus der Coll. Loew in einem sehr schlechten Zustande befindet. Das Hinterende des Körpers mit dem distalen Hinterrande des Flügels liegt frei an der Oberfläche des Bernsteinstückes und ist abgeschliffen. Von der Körperwand sind nur Reste erhalten. Der Eindruck eines ziemlich vollständig erhaltenen Körpers wird nur dadurch hervorgerufen, daß der luftgefüllte Hohlraum, in dem das Tier lag, erhalten ist. Die Luftschicht, die ihn ausfüllte, ist bei der Einbettung, die zur Verhinderung vollständiger Verwitterung unbedingt notwendig war, durchsichtiger geworden und läßt daher manche Einzelheiten nicht mehr so klar erkennen wie vor der Einbettung durch Totalreflektion des Lichtes.

Bei der Kennerschaft Loews mag es etwas verwunderlich erscheinen, daß er die von ihm im Bernstein gefundene Art zu *Arthropeas* und nicht zu *Solva* stellte, wohin sie in Wirklichkeit gehört. Daß zwischen diesen Gattungen aber Ähnlichkeiten bestehen, die einen Kenner wohl täuschen können, mag die Tatsache beleuchten, daß nach Pleske (1926) die von Brunetti unter dem Namen „*Pararthropeas*" beschriebene Gattung Synonym ist zu *Solva*. Auch Lindner (1949) nannte im Hinblick auf diese Ähnlichkeiten eine Gattung der Xylomyidae (= Solvidae) „*Arthropeina*".

Während die Zugehörigkeit der im Bernstein gefundenen Art zu den Xylomyidae keinem Zweifel unterliegen kann, sind die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Arten schwerer zu bestimmen, weil keine moderne Monographie dieser Familie vorliegt. Bis jetzt sind etwa 75 rezente Arten beschrieben, die über die papuanisch-orientalische (etwa 34 Arten), aethiopische (7 Arten), paläarktische (etwa 18 Arten), nearktische (10 Arten) und neotropische Region (5 Arten) verbreitet sind.

Früher wurden fast alle Arten in einer Gattung, *Solva,* zusammengefaßt. Die Gattungen *Nematoceropsis* (1 Art im paläarktischen Ostasien), *Ceratosolva* (einige orientalische Arten), *Arthropeina* (1 neotropische Art) und einige andere sind wohl nur durch das eine oder andere besonders auffällige abgeleitete Merkmal besonders ausgezeichnete Arten, die mit den im gleichen Gebiet verbreiteten „*Solva*"-Arten näher verwandt sind als mit anderen. In der nearktischen Region hat Steyskal (1947) die Gattungen *Xylomya* und *Solva* unterschieden:

Solva	*Xylomya*
1. Wenigstens 1 Ast der Media erreicht den Flügelrand nicht.	1. Alle Äste der Media kräftig und bis zum Flügelrande entwickelt.
2. 2. Abdominaltergit in der Mitte mit Ausnahme des Hinterrandes membranös.	2. 2. Abdominaltergit vorn in der Mitte nicht membranös.
3. f_3 verdickt; unterseits gezähnt.	3. f_3 nicht deutlich dicker als f_1 und f_2; unterseits ohne Zähnchen.
4. m-cu-Querader kurz oder fehlend.	4. m-cu-Querader wohl entwickelt.
5. Alle Adern oben mit Microsetae.	5. Adern hinter dem Radius ohne Microsetae.
6. Geißelglieder der Fühler deutlich, wenn auch nur wenig getrennt.	6. Geißelglieder der Fühler scheinbar verschmolzen.
7. Endglied der Fühlergeißel, zweimal so lang wie das vorletzte Glied, mit einer kurzen aber deutlichen, nackten, glänzenden Spitze.	7. Keine Angabe.

Sehen wir von den problematischen Merkmalen ab, die (wenigstens was die paläarktischen Arten anbelangt) keine sichere Unterscheidung zulassen oder bei denen unsicher ist, welche Ausprägungsform als ursprünglich (plesiomorph), welche als abgeleitet (apomorph) anzusehen ist, so ergibt sich doch, daß *Solva* im Vergleich mit *Xylomya* mindestens 4 (Merkmal 1—4) eindeutig abgeleitete Merkmale besitzt. Das unter 1. angeführte Merkmal ist noch insofern zu ergänzen, als bei den *Xylomya*-Arten, bei denen m_2 den Flügelrand erreicht, auch die Randader (Costa), die ja im Grundplan der Brachycera den ganzen Flügelrand umzog (wie noch Xylophagoidea, Rhagionidae u. a.), die Mündung dieser Ader (m_2) erreicht. Bei den *Solva*-Arten dagegen, bei denen m_2 verkürzt ist, endet die Costa an der Mündung von m_1.

Ein ursprüngliches Merkmal der *Xylomya*-Arten ist möglicherweise auch der knopfartige Höcker am Vorderrande der Hinterhüften. Tatsächlich feststellen konnte ich diesen allerdings nur bei *X. maculata* Meigen und *X. interrupta* Pleske, den beiden einzigen Arten, die mir aus der Gattung *Xylomya* vorliegen. Bei *Solva* und bei „*Xylomya*“ *varia* fehlt dieser Höcker.

Wir können demnach feststellen, daß in der Gattung *Xylomya* sensu Steyskal die Arten mit den relativ ursprünglichen Grundplanmerkmalen der Xylomyidae vereinigt sind, während die Gattung *Solva* sich durch einige offenbar unabhängige abgeleitete Merkmale (denn es ist nicht einzusehen, wie die Merkmale des Flügelgeäders mit der Verdickung und Zähnelung der Hinterschenkel und der Aufweichung des 2. Abdominaltergites zusammenhängen sollten) als monophyletische Gruppe erweist.

Daraus ergibt sich aber auch der Verdacht, daß einige „*Xylomya*“-Arten, deren Übereinstimmung auf Symplesiomorphie beruht, mit der Gattung *Solva* näher verwandt sein könnten als andere. Dieser Verdacht wird durch die Untersuchung von „*Xylomya*“ *varia* überraschend bestätigt. Bei dieser Art sind e i n i g e, aber noch n i c h t a l l e abgeleiteten Merkmale der Gattung *Solva* vorhanden:

Die Ader m_2 ist verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht (Abb. 20). Dementsprechend endet die Costa auch bereits an der Mündung von m_1. In diesem abgeleiteten Merkmal stimmt *varia* mit der Gattung *Solva* überein. Andererseits ist die m-cu-Querader nicht deutlich stärker verkürzt (Abb. 20) als bei *maculata* (*Xylomya;* Abb. 18), jedenfalls bei weitem nicht so stark wie bei *marginata* (*Solva;* Abb. 21). Darin ist *varia* also ursprünglicher als die „eigentlichen“ *Solva*-Arten.

Die membranöse Aufweichung des 2. Abdominaltergites ist bei *varia* (Abb. 24) fast ebenso stark wie bei *marginata* (*Solva;* Abb. 25); jedenfalls bedeutend breiter als bei *maculata* (*Xylomya*; Abb. 22). Auch in diesem abgeleiteten Merkmal stimmt also *varia* mit der Gattung *Solva* überein.

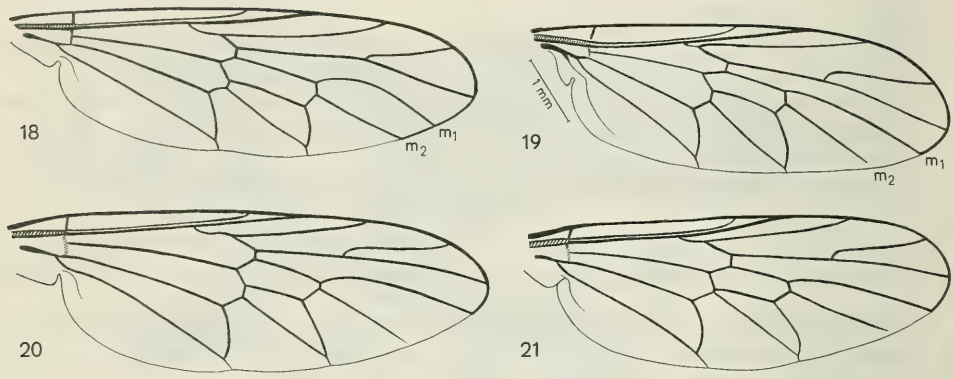


Abb. 18—21. Flügel von „*Xylomya*" *maculata* Meigen (18), *Solva nana* Loew (19: Baltischer Bernstein), *Solva varia* Meigen (20) und *Solva marginata* Meigen (21).

Die Hinterschenkel sind bei *varia* (Abb. 24) nach Lindner (1936/38) „nur wenig verdickt und entbehren auf der Unterseite der Zähnchen". Immerhin ist die Verdickung merklich; ausgeprägter als z. B. bei *maculata* (*Xylomya;* Abb. 22). In diesem Merkmal besitzt *varia* (Abb. 24) also eine ursprünglichere Ausprägungsstufe als die Gattung *Solva* im engeren Sinne (Abb. 25), aber eine etwas abgeleitetere als andere „*Xylomya*"-Arten (Abb. 22). Der Knopf am Vorderrande der Hinterhüfte fehlt wie bei allen *Solva*-Arten.

Aus dieser Merkmalsverteilung kann man nur einen Schluß ziehen, nämlich den, daß *varia* mit *Solva* näher verwandt ist als andere „*Xylomya*"-Arten. Unglücklicherweise ist *varia* Species typica von *Xylomya.*

An diesem Beispiel ist der Unterschied zwischen phylogenetischer und typologischer Systematik mit Händen zu greifen, und aus ihm wird auch deutlich, welche entscheidende Bedeutung er für die Feststellung der genealogischen Beziehungen von Fossilien haben muß.

Nach ihren Merkmalen kann die im Bernstein gefundene Art *(nana)* auf keinen Fall in die Stammgruppe der Xylomyidae gehören. In der Verkürzung von m_2 und darin, daß die Costa an der Mündung von m_1 endet, besitzt sie 2 (allerdings zusammenhängende) abgeleitete Merkmale, in denen sie mit *Solva* und mit „*Xylomya*" *varia* übereinstimmt (Abb. 19). Die Länge der m-cu-Querader ist etwa wie bei *varia*, also ursprünglicher als bei den „eigentlichen" *Solva*-Arten. Die Hinterschenkel sind kaum stärker verdickt (Abb. 23) als z. B. bei *maculata* (*Xylomya;* Abb. 22) und auf der Unterseite nicht gezähnt. Den Knopf am Vorderrande der Hinterhüfte, der bei *Solva* und bei *varia* fehlt, glaube ich bei dem Königsberger Exemplar von *nana* zu erkennen. Die Erweichung des 2. Abdominaltergites (Abb. 23) ist auf jeden Fall geringer als bei den mir bekannten eigentlichen *Solva*-Arten (*marginata,* Abb. 25) und bei *varia* (Abb. 24). Leider ist das Merkmal bei den Fossilien nicht deutlich zu erkennen. Aber das Tübinger und vor allem das Königsberger Exemplar scheint mit aller Deutlichkeit zu zeigen, daß die membranöse Zone schwerlich breiter gewesen sein kann als bei *maculata* (Abb. 22).

Die Aufweichung des 2. Abdominaltergites hängt, wie Steyskal (1947) sicher mit Recht annimmt, mit der Fähigkeit der Tiere zusammen, das Abdomen stark nach oben zu biegen. Man möchte einen Zusammenhang mit der Verdickung der Hinterschenkel vermuten. Die Zähnelung auf ihrer Unterseite weist (jedenfalls bei den eigentlichen *Solva*-Arten) auf eine Greif- oder Haltefunktion hin. Vielleicht ist das Abdomen dabei im Wege und muß nach oben abgebogen werden. Möglicherweise gibt es aber eine andere Erklärung, denn die Erweichung des 2. Abdominaltergites scheint der starken Verdickung und Zähnelung der Hinterschenkel vorauszugehen *(varia!).* Beobachtungen liegen darüber bisher leider nicht vor.

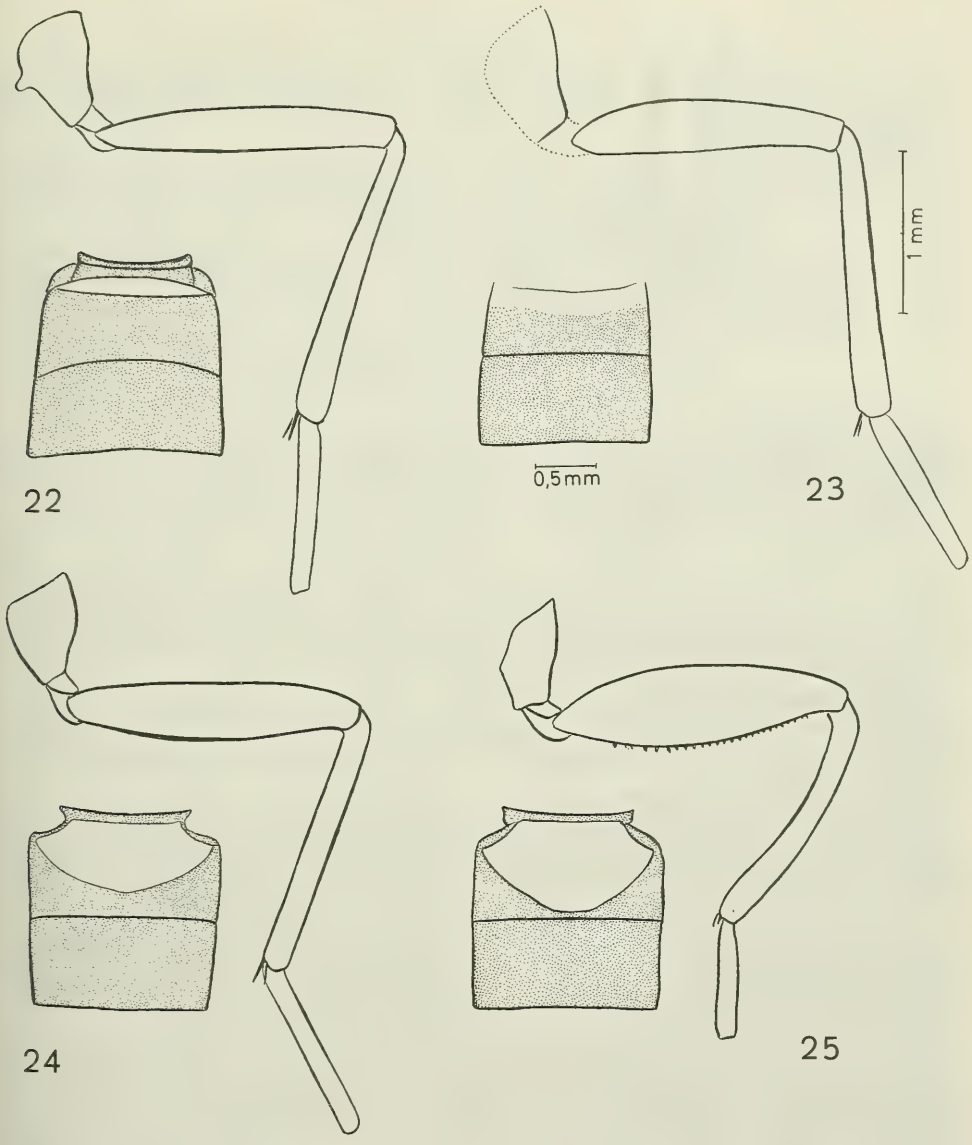


Abb. 22—25. Hinterbein und Basis des Abdomens von „*Xylomya*“ *maculata* Meigen (22), *Solva nana* Loew (23: Baltischer Bernstein), *Solva varia* Meigen (24) und *Solva marginata* Meigen (25).

Die Aufweichung des 2. Abdominaltergites gehört in ihren Anfängen vielleicht schon zum Grundplan der Xylomyidae. Jedenfalls ist schon bei *maculata* (*Xylomya;* Abb. 22) eine zwar schmale, aber deutliche membranöse Zone an der Basis des 2. Abdominaltergites vorhanden.

Was die übrigen von Steyskal angegebenen Merkmale anbetrifft, so lassen sich aus der Fühlerbildung (6 und 7), wenigstens bis jetzt, keine sicheren Schlüsse ziehen. Verschiedene Teilgruppen scheinen hier ihre eigenen Wege gegangen zu sein. In der Trennung der Fühlerglieder und in der Ausbildung der Fühlerspitze weichen gerade *maculata* (*Xylomya,* Abb. 27) und *marginata* (*Solva,* Abb. 28, 29) nicht wesentlich voneinander ab. Bei *nana* (aus dem Bernstein) ist der Fühler auffallend kegelförmig (Abb. 26). Wahrscheinlich hat das dazu beigetragen, daß Loew sie für eine Art der

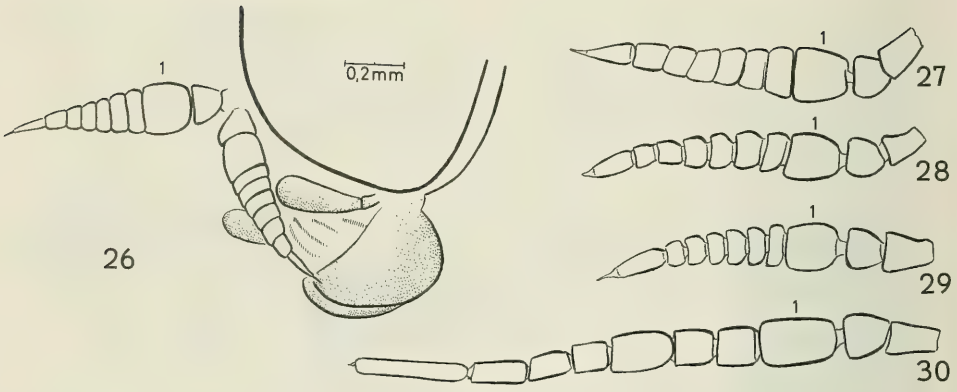


Abb. 26—30. Fühler von *Solva nana* Loew (26: Baltischer Bernstein; die Abbildung zeigt auch den Rüssel mit den Palpen; Exemplar des British Museum), *„Xylomya" maculata* Meigen (27), *Solva marginata* Meigen (28, 29: 2 Exemplare mit etwas verschieden ausgebildetem Endglied) und *Solva varia* Meigen (30). In allen Abbildungen ist mit „1" das 1. Geißelglied (3. Fühlerglied) bezeichnet.

Gattung *Arthropeas* hielt. Die Trennung der Fühlerglieder ist naturgemäß nicht so deutlich zu erkennen wie bei Mazerationspräparaten der Fühler rezenter Arten (Abb. 27—29, 30). Im starken Durchlicht sind aber die Grenzen und die gelenkigen Verbindungen aller Fühlerglieder vollkommen deutlich zu erkennen.

Die Besetzung der Adern mit „Microsetae" (Merkmal 5) ist auch nicht bei allen rezenten Exemplaren deutlich zu erkennen. Bei den Exemplaren aus dem Bernstein, deren Flügel durch die Einbettung gelitten haben, ist auf dieses Merkmal erst recht kein Wert zu legen.

Erwähnt zu werden verdient vielleicht noch, daß die Behaarung des Körpers (insbesondere des Abdomens) bei *nana* kurz und fein, nicht lang und seidig ist wie bei manchen rezenten Arten. Sporne an den t_1: 0, t_2: 1, t_3: 2. Der ganze Körper ist gleichmäßig dunkel, glänzend. Helle Zeichnungen sind nirgends zu erkennen.

Aus der Merkmalsverteilung bei den (mir bekannten) Xylomyidae muß man den Schluß ziehen, daß nach der Aufspaltung der gemeinsamen Stammart aller rezenten Xylomyidae die Verkürzung der m_2 und der Costa (bis zur Mündung von m_1) die ersten abgeleiteten Merkmale waren, die sich herausbildeten. Die Verkürzung der m-cu-Querader, die Verdickung der Hinterschenkel, die Entstehung der Zähnchen auf ihrer Unterseite und die Aufweichung des 2. Abdominalsternites an der Basis seiner Dorsalseite müssen erst später entstanden sein. Wenn man den Gattungsnamen *Solva* in etwas erweitertem Sinne für alle Arten verwendet, bei denen die erwähnten abgeleiteten Flügelmerkmale vorhanden sind, dann müßte auch die rezente Art *varia* (ob auch andere, bisher zu *„Xylomya"* gestellte Arten, ist mir unbekannt) sowie die im Bernstein gefundene Art *nana* in die Gattung *Solva* gestellt werden. Leider lassen sich bei dem gegenwärtigen Stand des Systems der Xylomyidae keine näheren Angaben über die Verbreitung dieser erweiterten Gattung *Solva* und ihren Bestand an rezenten Arten machen. Mir ist nur bekannt, daß auch *caffra* (aus der aethiopischen Region) und *Arthropeina fulva* Lindner (Neotropis) dazu gehören. *S. nana* gehört auf jeden Fall zu den ursprünglichsten Arten, möglicherweise in die Stammgruppe dieser Gattung. Neben ihr müssen zur Bernsteinzeit auch unmittelbare Vorfahren der im Flügelgeäder noch ursprünglicheren rezenten Arten (*„Xylomya":* m_2 bis zum Flügelrande, Costa bis zur Mündung von m_1 reichend) gelebt haben.

Soweit bekannt, leben die Larven der rezenten Xylomyidae unter Baumrinde, in Baummulm und dergleichen. Das dürfte auch die Lebensweise der Larven von *Solva nana* im Bernsteinwalde gewesen sein.

3. Tabanidea

Neben den Xylophagoidea und Stratiomyioidea, zwischen denen vielleicht engere phylogenetische Beziehungen bestehen und die man dann mit ROHDENDORF (1964) als Stratiomyiidea zusammenfassen könnte (allerdings in etwas anderer Begrenzung als der, die ROHDENDORF dieser Gruppe gibt, siehe dazu oben S. 1), läßt sich bei den sogenannten niederen Brachyceren vielleicht noch eine weitere monophyletische Gruppe begründen, die ich hier mit ROHDENDORF (1964) „Tabanidea" nenne. ROHDENDORF nimmt vielleicht mit Recht an, daß diese Tabanidea mit den übrigen Brachycera (*„Asilomorpha"* und *Cyclorrhapha)* näher verwandt sind als die Stratiomyiidea, und dann dürften sie nicht, wie ich das früher (1952) getan habe, mit den Stratiomyiidea unter dem Namen Tabaniformia zusammengefaßt werden. Aber diese Frage ist noch nicht endgültig geklärt und soll deshalb hier nicht weiter verfolgt werden.

Zu den Tabanidea gehören die „Familien" Rhagionidae, Pelecorrhynchidae und Tabanidae. ROHDENDORF (1964) stellt zu ihnen auch die Coenomyiidae, Nemestrinidae und Acanthomeridae. Das ist wahrscheinlich nicht richtig: Die Coenomyiidae und Acanthomeridae dürften zu den Xylophagoidea und damit zu den Stratiomyiidea (siehe S. 1) gehören, während die Verwandtschaftsbeziehungen der Nemestrinidae bisher noch ungeklärt sind. Vielleicht bilden sie zusammen mit den Acroceridae und Bombyliidae eine engere Verwandtschaftsgruppe.

Was nun die 3 „Familien" anbelangt, die ich allein unter dem Namen „Tabanidea" zusammenfasse, so besteht darüber, daß die Pelecorrhynchidae mit den Tabanidae am nächsten verwandt sind, kein Zweifel. Bis in die neuere Zeit wurden die beiden „Familien" nicht getrennt. Fast allgemein wird auch angenommen, daß die Rhagionidae mit den Pelecorrhynchidae—Tabanidae eine monophyletische Gruppe bilden, und in den meisten Stammbaumdarstellungen sind Rhagionidae und Tabanidae als Schwestergruppen eingezeichnet (z. B. HENDEL 1928 und noch Ross 1965). Das läßt sich viel schwerer begründen. Für die Imagines sind bisher keine abgeleiteten Merkmale angegeben worden, die im Grundplan diese 3 Familien verbinden. Nur bei den Larven könnte ein polsterartiges Gebilde über den Mundwerkzeugen vielleicht als ein solches Merkmal angesehen werden (vgl. HENNIG 1952). Aber erstens gibt es noch keine sichere Deutung dieses Merkmales, und zweitens sind bisher noch zu wenige Larven aus der Familie Rhagionidae bekannt, als daß man behaupten könnte, das genannte Merkmal sei ein abgeleitetes und die monophyletische Gruppe Tabanidea konstituierendes Merkmal. Nach dem von ROHDENDORF (1964, Fig. 84) entworfenen Stammbaum wären die Rhagionidae mit den „höheren Brachyceren" (Asilidea usw.) näher verwandt als mit den Tabanidae, da sie mit jenen jüngere gemeinsame Vorfahren haben sollen als mit diesen. Die Tabanidea wären dann, auch wenn man die bei ROHDENDORF zu ihnen gestellten Familien Coenomyiidae, Nemestrinidae und Acanthomeridae ausscheidet, keine monophyletische Gruppe. Die Frage hat erhebliche Bedeutung für die Beurteilung einiger aus dem Jura beschriebenen Fossilien (siehe unter Rhagionidae, S. 27). Sie müßte durch eingehende morphologische Untersuchungen, die sich vor allem auch auf die Larven zu erstrecken hätten, geklärt werden.

Familie Rhagionidae

Das System der Rhagionidae ist noch heute ziemlich verworren, obwohl sich nicht wenige Autoren damit beschäftigt haben. Unsicher ist schon die Umgrenzung der Familie. Das liegt daran, daß fast nur ursprüngliche Merkmale zu ihrer Kennzeichnung angegeben werden können. Damit geraten die Rhagionidae, wenigstens was ihren Grundplan anbetrifft, in die Nähe ursprünglicher Vertreter anderer Familien der sogenannten „niederen Brachycera", vor allem der Xylophagidae (Erinnidae), Coenomyiidae und Tabanidae.

Steyskal (1953) nennt als einziges offenbar abgeleitetes Merkmal die Fühlerbildung: Das 1. Glied der Geißel („3. Fühlerglied") ist ungegliedert, aber größer als die beiden Grundglieder des Fühlers. Die weiteren Glieder der Geißel erscheinen, getrennt oder vollkommen miteinander verschmolzen, als Apikal- oder Subapikalgriffel oder -borste des Grundgliedes.

Diese Kennzeichnung gilt aber nicht für einige Arten der Gattung *Lampromyia* (Unterfamilie Vermileoninae), bei denen keine deutliche Grenze zwischen dem teilweise geringelten „Grundglied" und den übrigen Gliedern der Fühlergeißel vorhanden ist (Stuckenberg 1960, p. 221, Fig. 2—6).

Stuckenberg (1956, p. 332) gibt als abgeleitetes Merkmal der Rhagionidae die Verschmelzung des 9. männlichen Abdominalsternites mit den „Basistyli" (den Grundgliedern der „Parameren" im Sinne von Snodgrass) an. Dieses Merkmal fehlt aber bei den Gattungen *Arthroteles* (3 südafrikanische Arten: Stuckenberg 1956) und *Atherimorpha* (Arten in Australien und Tasmanien, Chile und Südafrika: Stuckenberg 1961). Andere Gattungen (z. B. *Austroleptis* und die sogenannten Arthroceratinae) sind auf dieses Merkmal hin bisher leider nicht untersucht.

Paramonow (1962) glaubte ein bisher unbeachtetes Merkmal entdeckt zu haben, das nur bei den Rhagionidae und Therevidae vorhanden sein soll: „A short, fingerlike tubercle, clearly visible only in profile, on the anterior side of hind coxae." Dieses Merkmal hat aber schon Hendel (1936/37) zur Unterscheidung der Rhagionidae und Xylophagidae (= „Erinnidae") benutzt. Er gibt es auch für die Tabanidae an. Außerdem ist es bei ursprünglichen Xylomyidae (siehe oben S. 17) und Xylophagidae (siehe oben S. 3) vorhanden. Andererseits fehlt es bei allen Vermileoninae. Das Fehlen oder Vorhandensein des Höckers am Vorderrande der Hinterhüften ist also leider kein verläßliches Merkmal zur Unterscheidung der Rhagionidae von anderen Familien.

Die Tatsache, daß bisher kein abgeleitetes Merkmal bekannt ist, mit dessen Hilfe die Rhagionidae als monophyletische Gruppe sicher begründet werden könnten, hat für die Beurteilung der Bernstein-Fossilien keine große Bedeutung, denn diese gehören sämtlich in engere Verwandtschaftsgruppen, die für sich genommen (mit gewissen Einschränkungen, die sich aus der Umgrenzung von „Gattungen" ergeben) als monophyletisch gelten können. Wichtig ist sie aber für die Deutung von Fossilien aus dem Mesozoikum. Wenn wir diese in unsere Erörterungen einbeziehen wollen, bleibt nichts anderes übrig, als diejenigen Teil(?)gruppen der Rhagionidae, die mit einiger Sicherheit als monophyletisch gelten können, für sich zu behandeln, zu untersuchen, welche bekannten Fossilien zu ihnen gehören dürften, und die Frage, ob es im Sinne der phylogenetischen Systematik richtig ist, alle diese Gruppen unter dem Namen „Rhagionidae" zusammenzufassen, vorläufig offen zu lassen.

Eine Gruppe, die mit Sicherheit als monophyletisch gelten darf, sind die **Vermileoninae.** Das beweist schon die Morphologie und Lebensweise der Larven, die, ähnlich wie die Ameisenlöwen (Neuroptera: Myrmeleontidae), Fangtrichter im Sand anlegen. Den Imagines fehlt der Höcker am Vorderrande der Hinterhüften, der, soweit bekannt, bei allen übrigen Rhagionidae vorhanden ist. Mindestens die Verschmälerung der Flügelbasis und die Verlängerung des Abdomens dürften abgeleitete Imaginal-Merkmale sein, die zum Grundplan der Vermileoninae gehören.

Zu dieser Gruppe stellt Rohdendorf (1938, 1962, 1964) als ältestes Fossil eine Art (*Archirhagio obscurus* Rohdendorf) aus dem oberen Jura (Malm nach Rohdendorf 1962) von Galkino im Karatau-Gebirge (Kasachstan). Die Merkmale, die Rohdendorf (1938) zur Begründung seiner Annahme aufzählt (Verlängerung des Körpers, Form und Geäder des Flügels, Bau der Fühler, insbesondere das dreieckige 3. Fühlerglied, das an der Spitze in eine dünne, gegliederte Arista ausläuft), sprechen in der Tat dafür. In einer früheren Arbeit (1954, p. 369) habe ich die Zugehörigkeit von *Archi-*

rhagio zu den Vermileoninae zwar nicht bestritten, aber geltend gemacht, daß auch die Vorfahren der Muscomorpha „weder im Flügelgeäder noch in der Fühlerbildung wesentlich von gewissen Rhagionidae (und von *Archirhagio*) verschieden" gewesen sein dürften. Dabei habe ich aber die Verschmälerung der Flügelbasis (Reduktion der Alula und Verschmälerung des Axillarlappens) nicht beachtet. Wenn dieses abgeleitete Merkmal bei *Archirhagio* wirklich vorhanden ist, wie ROHDENDORF angibt, dann kann diese Gattung schwerlich in die Stammgruppe der Muscomorpha oder andere Brachycera gehören. Zusammen mit den anderen von ROHDENDORF angegebenen Merkmalen (Verlängerung des Körpers, Bildung der Fühler und auch des Kopfes) würde es kaum eine andere Deutung als die von ROHDENDORF angenommene Zugehörigkeit von *Archirhagio* zu den Vermileoninae zulassen. Im Flügel stimmt *Archirhagio*, wie auch ROHDENDORF angibt, am besten mit *Vermileo* überein. Mindestens im Verlauf der m_3 ist *Archirhagio* aber ursprünglicher als alle rezenten Vermileoninae: Während bei diesen die Mündung von m_3 immer verhältnismäßig nahe bei der Mündung von m_4 liegt und m_3 und m_4 am Ende sogar oft verschmolzen sind, hat m_3 bei *Archirhagio* einen ganz ursprünglichen Verlauf: Ihre Mündung ist von den Mündungen von m_2 und m_4 etwa gleich weit entfernt. Wie der Verlauf von r_1 zu deuten ist — die Mündung von r_1 liegt bei *Archirhagio* wesentlich näher bei der Mündung von r_{2+3} als bei allen anderen bekannten Vermileoninae —, bleibt unsicher. Nach ROHDENDORF soll bei *Archirhagio* eine vollständige, wenn auch schwache 2a vorhanden sein. Das ist wenig wahrscheinlich. Vielleicht liegt hier doch ein Fossilisierungsartefakt vor.

Archirhagio kann, wenn man ihre Zugehörigkeit zu den Vermileoninae überhaupt als hinreichend gesichert ansehen will, nur in deren Stammgruppe gestellt werden. Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu einer bestimmten rezenten Gattung oder Gattungsgruppe lassen sich nicht nachweisen und sind sehr unwahrscheinlich. Die Existenz irgendwelcher Teilgruppen der rezenten Vermileoninae im Oberen Jura ist daher nicht anzunehmen.

Andere Fossilien als *Archirhagio* sind bei den Vermileoninae bisher nicht bekannt geworden. Mir liegt aber aus dem Baltischen Bernstein ein Männchen vor, das ohne Zweifel zu dieser Gruppe gehört und mit den rezenten Arten näher verwandt ist als *Archirhagio*. Es besitzt die diagnostischen Merkmale der rezenten Gattung *Vermileo*. Um aber feststellen zu können, was das bedeutet, müssen wir zunächst die Merkmale und Verwandtschaftsbeziehungen der übrigen rezenten Gattungen untersuchen. Außer *Vermileo* gehören zu den Vermileoninae noch die Gattungen *Vermitigris* und *Lampromyia* (vgl. dazu Abb. 31).

Lampromyia (mit im ganzen 17 Arten: STUCKENBERG 1960) ist im wesentlichen auf die äthiopische Region beschränkt, kommt aber mit einigen (5) Arten auch im westlichen Mittelmeergebiet der Paläarktis (einschließlich Kanarische Inseln), in Spanien und Südfrankreich (Drôme: SÉGUY 1926) vor. Im Vergleich mit *Vermileo* und *Vermitigris* besitzt *Lampromyia* mehrere abgeleitete Merkmale: Der Rüssel ist verlängert und offenbar an den Blütenbesuch angepaßt (STUCKENBERG 1960). Pulvillen und Empodium sind rudimentär (STUCKENBERG 1960). Unterschiede im Bau des männlichen Kopulationsapparates legen nach STUCKENBERG (im Druck) die Annahme nahe, daß der Kopulationsvorgang auf andere Weise erfolgt als bei *Vermileo*. Leider ist aber bisher nicht bekannt, welche dieser beiden Gattungen die ursprünglichen und welche die abgeleiteten Merkmale besitzt. Der Kopulationsapparat von *Vermitigris* ist bisher gar nicht untersucht. Im Flügelgeäder sind die gemeinsame Mündung von m_3 und m_4 und die Verschiebung der Mündungen von r_4 und r_{2+3} von der Flügelspitze weg in Richtung nach der Flügelwurzel abgeleitete Merkmale von *Lampromyia*.

Die soeben angeführten abgeleiteten Merkmale des Flügelgeäders sind auch bei der Gattung *Vermitigris* (2—3 Arten in der orientalischen Region: OLDROYD 1947) vorhanden. Ob man daraus den Schluß ziehen darf, daß *Vermitigris* mit *Lampromyia* näher verwandt ist als mit *Vermileo*, ist fraglich. Parallelentwicklung wäre denkbar. Im

ursprünglichen Bau des (kurzen) Rüssels stimmt *Vermitigris* offenbar mit *Vermileo* überein. Angaben über die Ausbildung des Empodiums und der Pulvillen bei *Vermitigris* fehlen ebenso wie Untersuchungen über weitere morphologische Merkmale dieser Gattung.

Die Gattung *Vermileo* ist wenigstens im Flügelgeäder (getrennte Mündung von m_3 und m_4; ursprünglicher Verlauf von r_{2+3} und r_4) ursprünglicher als *Vermitigris* und *Lampromyia*. Abgeleitete Merkmale (im Vergleich zu *Vermitigris* und *Lampromyia*) sind bisher nicht bekannt. Die Gattung ist mit 4 Arten in der mediterranen Subregion der Paläarktis (in Westeuropa nordwärts bis Paris) und mit 6 Arten in der Neuen Welt (Pechuman 1938) verbreitet. Da, wie gesagt, übereinstimmende abgeleitete (synapomorphe) Merkmale der rezenten Arten bisher nicht bekannt sind, ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß beispielsweise die altweltliche Artengruppe von *Vermileo* mit den altweltlichen Gattungen *Vermitigris* und *Lampromyia* näher verwandt ist als mit der neuweltlichen Artengruppe von *Vermileo*. Es wäre wichtig, genau zu untersuchen, was für und was gegen diese Möglichkeit spricht.

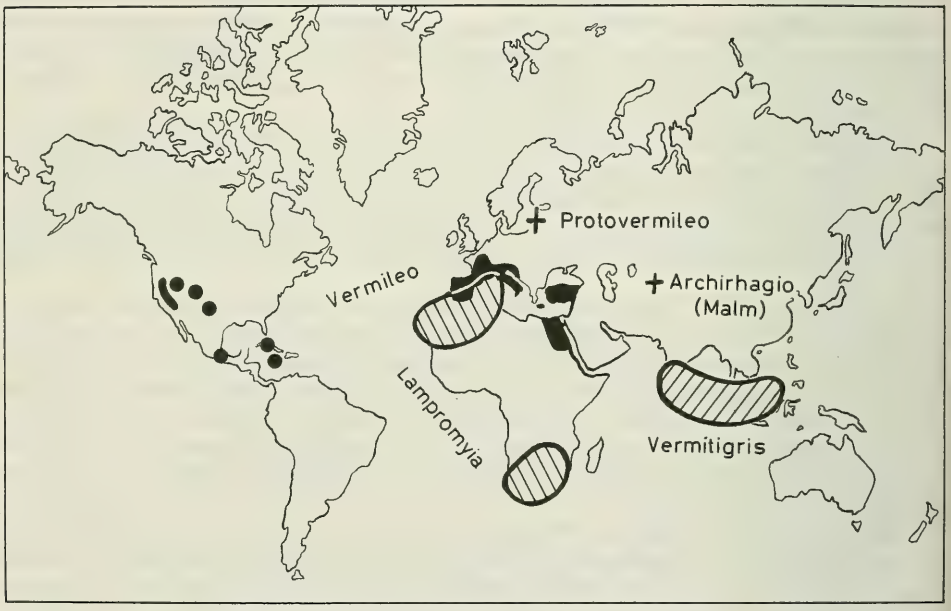


Abb. 31. Geographische Verbreitung der Vermileoninae.

Aus dem gleichen Grunde muß auch die Stellung der im Bernstein gefundenen Art zunächst unbestimmt bleiben: Die Tatsache, daß sie die zur Zeit „gültigen" diagnostischen Merkmale der rezenten Gattung *Vermileo* (deren monophyletischer Charakter bisher nicht bewiesen ist) besitzt, schließt, da es sich dabei ausschließlich um ursprüngliche (plesiomorphe) Merkmale handelt, die Möglichkeit nicht aus, daß *Protovermileo electrica* in Wirklichkeit in die Stammgruppe der gesamten rezenten Vermileoninae gehört und mit keiner rezenten Gattung oder Artengruppe näher verwandt ist als mit anderen. In der Gliederung der Fühlerborste (siehe unten) scheint sie ursprünglicher zu sein als alle bisher bekannten rezenten Arten der Gattung *Vermileo* und nur mit den ursprünglichsten Arten der Gattung *Lampromyia* übereinzustimmen.

Protovermileo electricus beweist zwar die Existenz der Vermileoninae zur Bernsteinzeit und zeigt auch, daß es damals schon Arten gab, die in abgeleiteten Merkmalen

mehr mit den rezenten Arten übereinstimmen als die Vertreter der Gruppe im Oberen Jura *(Archirhagio)*. Sie läßt aber keine Vermutung darüber zu, in welche Teilgruppen die Vermileoninae zur Bernsteinzeit etwa schon aufgespalten waren.

Nach Wheeler (1930) leben alle rezenten Vermileoninae im subtropischen oder warm gemäßigten Klima. Die „tropischen" Arten sind montan. Ob das auch für alle seither beschriebenen Arten zutrifft, ist mir unbekannt. Interessant ist jedenfalls, daß die Gattung *Lampromyia* im äquatorialen Afrika zu fehlen scheint. Sie ist bisher (auf dem afrikanischen Kontinent) aus dem paläarktischen Nordwestafrika, dann aber erst wieder aus Südafrika (Southern Rhodesia, Natal, Basutoland, Namaqualand) bekannt. Die nördlichsten Fundorte der Vermileoninae in Europa sind Kreta (nach Stuckenberg im Druck), Bozen und Paris.

Dieses Verbreitungsgebiet paßt gut zu der heute allgemein verbreiteten Annahme, daß das Klima des Bernsteinwaldes nicht tropisch war.

Die Larven aller rezenten Arten, über deren Lebensweise etwas bekannt geworden ist, legen, ähnlich wie die Ameisenlöwen (Myrmeleontidae: Neuroptera), Fangtrichter im Sand an. Es ist ziemlich wahrscheinlich, daß schon die Larven von *Protovermileo* zur Bernsteinzeit diese Lebensweise hatten.

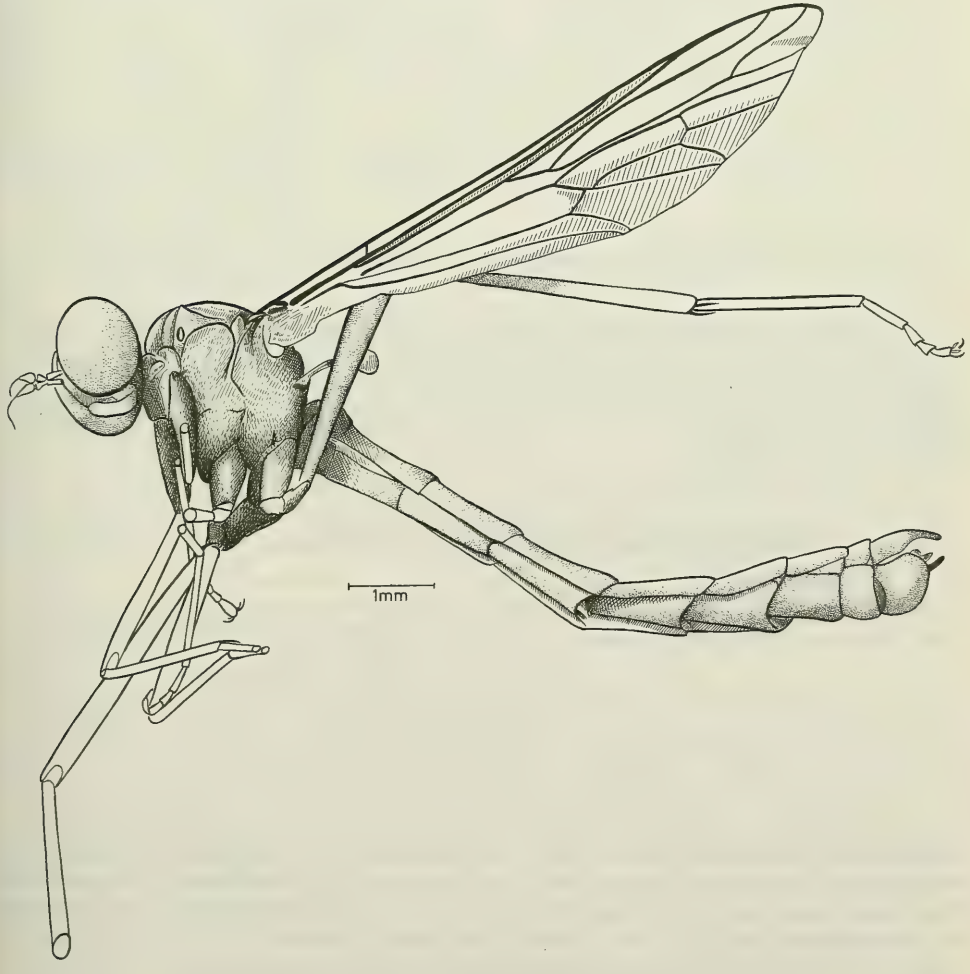


Abb. 32. Habitus von *Protovermileo electricus* n. sp. ♂, Holotypus.

Protovermileo electricus **novum genus, nova spec.** (Abb. 32—37)

Holotypus: 1 ♂ Nr. Z 198 B. M. in der Bernsteinsammlung Königsberg (zur Zeit Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Göttingen).

Als diagnostisches Merkmal der Gattung kann die deutlich gegliederte Fühlerborste (Arista) gelten: Während bei *Vermileo*, mit der sie in den übrigen Merkmalen übereinstimmt, nur 3 Glieder erkennbar sind, besteht die Fühlerborste bei *Protovermileo* aus 6 deutlich getrennten Gliedern, von denen das letzte länger ist als die beiden vorhergehenden zusammengenommen (Abb. 33). Dieses Merkmal unterscheidet *Protovermileo* auch von den nordamerikanischen Arten der Gattung *Vermileo*, denn auch bei diesen spricht Pechuman (1938) von einer undeutlich dreigliedrigen Fühlerborste.

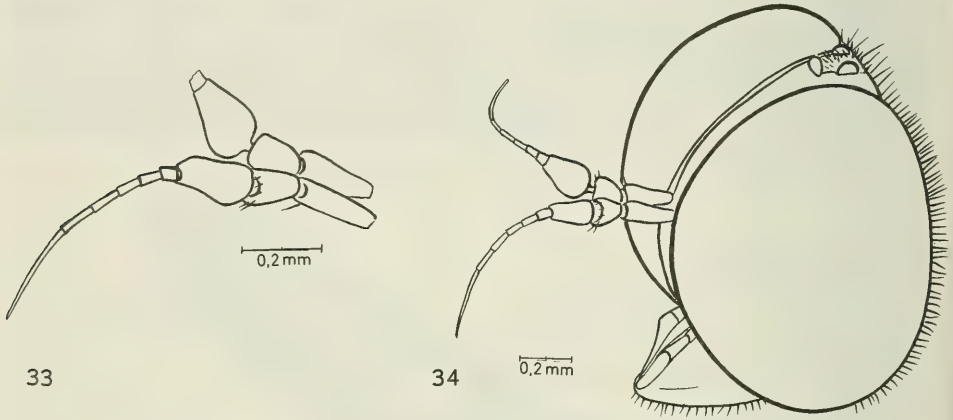


Abb. 33—34. Fühler (33) und Kopf (34) von *Protovermileo electricus* n. sp. ♂, Holotypus.

Von diesem „Gattungsmerkmal" „Artmerkmale" trennen zu wollen, wäre ein rein formales Unternehmen. Die Augen sind bei *Protovermileo electricus* auf der Stirn einander stark genähert. Ihr Abstand entspricht hier nur etwa der $1^1/_2$fachen Breite des vorderen Ozellus (Abb. 34). Der Rüssel ist kurz und plump wie bei der Gattung *Vermileo*. Palpen dreigliedrig.

Flügelgeäder (Abb. 35) wie bei der Gattung *Vermileo*.

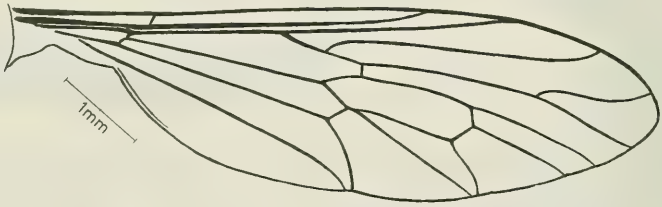


Abb. 35. Flügel von *Protovermileo electricus* n. sp. Holotypus.

Im Hypopygium (Abb. 36—37) fällt besonders auf, daß der Tergit jederseits in einen langen, etwas gebogenen Fortsatz ausgezogen ist. Etwas Ähnliches ist mir von keiner paläarktischen Art bekannt, und auch Pechuman (1938) erwähnt von den nordamerikanischen Arten nichts dergleichen. Die „Dististyli" sind gegabelt, ähnlich wie das Stuckenberg (im Druck) bei *Vermileo ater* Stuck. abbildet.

Der Aedeagus ist kurz und stark sklerotisiert, nicht lang und vorstehend wie bei den Arten der Gattung *Vermileo*.

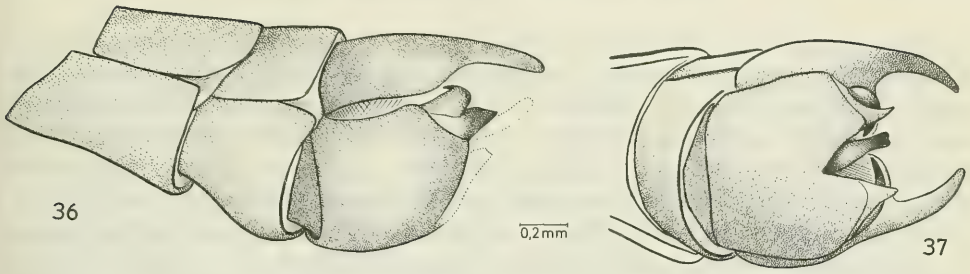


Abb. 36—37. Hypopygium des Männchens (Holotypus) von *Protovermileo electricus* n. sp. Seitenansicht (36) und schräg von der Ventralseite her gesehen (37).

Die Beine sind nur unvollständig erhalten. Es läßt sich aber feststellen, daß Endsporne an den Tibien aller 3 Beinpaare vorhanden sind.

Körperlänge etwa 10,8 mm.

Die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den Vermileoninae und den „übrigen" Rhagionidae bestehen, ist bis jetzt nicht geklärt. Cramptons Annahme, daß *Lampromyia* mit den Asilidae näher verwandt sei als mit den Rhagionidae, wurde von Edwards (1935) und Stuckenberg zurückgewiesen. Wenn engere Beziehungen zu den Asilidae oder anderen Familien bestehen sollten, so könnte das nur für die Vermileoninae in ihrer Gesamtheit gelten. Möglicherweise stehen diese zu den „übrigen" Rhagionidae in einem Schwestergruppenverhältnis. Wenn das der Fall sein sollte, und wenn man den Nachweis der Vermileoninae im oberen Jura als hinreichend gesichert ansehen will (siehe dazu oben), dann müßte es im Malm auch bereits Vertreter der Rhagionidae gegeben haben, die nicht zu den Vermileoninae gehören.

Tatsächlich hat auch Rohdendorf aus dem Jura 2 Gattungen beschrieben, die in diese Gruppe gehören sollen: *Rhagiophryne* (*bianalis* Rohdendorf 1951) und *Protorhagio* (*capitatus* Rohdendorf 1938). Da aber nach Körperform und Flügelgeäder allein selbst rezente Rhagionidae nicht mit Sicherheit von anderen Familien unterschieden werden können, bleibt die Deutung von *Rhagiophryne* und *Protorhagio* unsicher. Die geschlossene Analzelle bei *Rhagiophryne* und die „dünne und lange, borstenförmige Arista" bei *Protorhagio* sind übrigens relativ abgeleitete Merkmale, die beweisen würden, daß es im Jura bereits recht abgeleitete Formen gegeben hat, die möglicherweise mit bestimmten rezenten Teilgruppen der Rhagionidae näher verwandt waren. Die Verbreitung rezenter „Gattungen" auf den Südkontinenten spricht für ein hohes Alter einiger von ihnen, so daß die Annahme, es hätte schon im Jura außer den Vermileoninae mehrere andere Teilgruppen der Rhagionidae gegeben, nichts Befremdliches hat.

Leider ist, wie Rohdendorf (1964) mit Recht hervorhebt, das System der rezenten Rhagionidae noch viel zu undurchsichtig, als daß es möglich wäre, die Bedeutung von Fossilienfunden mit einiger Sicherheit zu erkennen.

Hendel (1936/37) unterscheidet, abgesehen von den Vermileoninae, die schon oben besprochen wurden, 3 Unterfamilien: Bicalcarinae, Rhagioninae und Chrysopilinae. Die beiden zuletzt genannten Unterfamilien werden von verschiedenen Autoren (z. B. James 1965; Frey 1954) unter dem Namen Rhagioninae zusammengefaßt.

Bei fast allen Gattungen, die herkömmlicherweise zu den Rhagioninae und Chrysopilinae oder zu den Rhagioninae im erweiterten Sinne von James gestellt werden, ist die Fühlergeißel ungegliedert, d. h. die auf das 3. Fühlerglied folgenden Geißelglieder sind zu einem einheitlichen, borsten- oder griffelförmigen Gebilde verschmolzen, das auch vom 1. Geißelglied (dem 3. Fühlergliede) nicht durch ein Gelenk abgegliedert ist (Abb. 57). Daneben gibt es aber auch einige Gattungen mit noch deutlich gegliederter Fühlergeißel.

Die zur Zeit wichtigste Frage in der Systematik der Rhagionidae (abgesehen von der Frage nach der Stellung der Vermileoninae) ist die, ob die Gattungen mit ungegliederter Fühlergeißel eine monophyletische Gruppe bilden oder ob die Gattungen mit gegliederter Fühlergeißel mit verschiedenen Gattungen, die eine ungegliederte Geißel besitzen, näher verwandt sind. Anders ausgedrückt: Ist die ungegliederte Fühlergeißel in der Geschichte der Rhagionidae einmal oder mehrmals unabhängig entstanden?

Malloch (1932, p. 306) hat die Ansicht vertreten, daß die Gattung *Atherimorpha*, die eine gegliederte Fühlergeißel besitzt, mit *Rhagio* (ungegliederte Fühlergeißel) am nächsten verwandt ist. Das würde also bedeuten, daß die Rhagionidae mit ungegliederter Fühlergeißel keine monophyletische Gruppe sind. *Atherimorpha* ist mit etwa 20 Arten in Australien-Tasmanien, etwa 13 in Südchile und etwa 5 Arten in Südafrika verbreitet. Auf diese Gattung ist sachlich auch der Unterfamilienname Bicalcarinae zu beziehen, denn die Gattung *Bicalcar* wurde auf eine irrtümlich für paläarktisch gehaltene Art von *Atherimorpha* begründet (vgl. Hennig 1955 und Paramonow 1962). Mit *Atherimorpha* ist, wie Stuckenberg (1956) wahrscheinlich mit Recht annimmt, *Arthroteles* (6 Arten in Südafrika) am nächsten verwandt.

Fossilien, die zu der Gattungsgruppe *Atherimorpha-Arthroteles* in Beziehung gesetzt werden könnten, sind bisher nicht bekannt.

Eine gegliederte Fühlerborste besitzen auch die Gattungen *Austroleptis* (3 Arten in Australien-Tasmanien, 2 Arten in Chile), *Hercostomus* (1 Art in Chile), *Arthroceras* (2 Arten in Nordamerika), *Arthropeas* (3 Arten in Nordamerika, 1 in Sibirien), *Ussuriella* (1 Art im Ussuri-Gebiet), *Stratioleptis* (2 Arten in Ostsibirien, Korea, Japan), *Glutops* (3 Arten in Nordamerika) und *Bolbomyia* (3 Arten in Nordamerika, 1 in Kamtschatka; siehe unten).

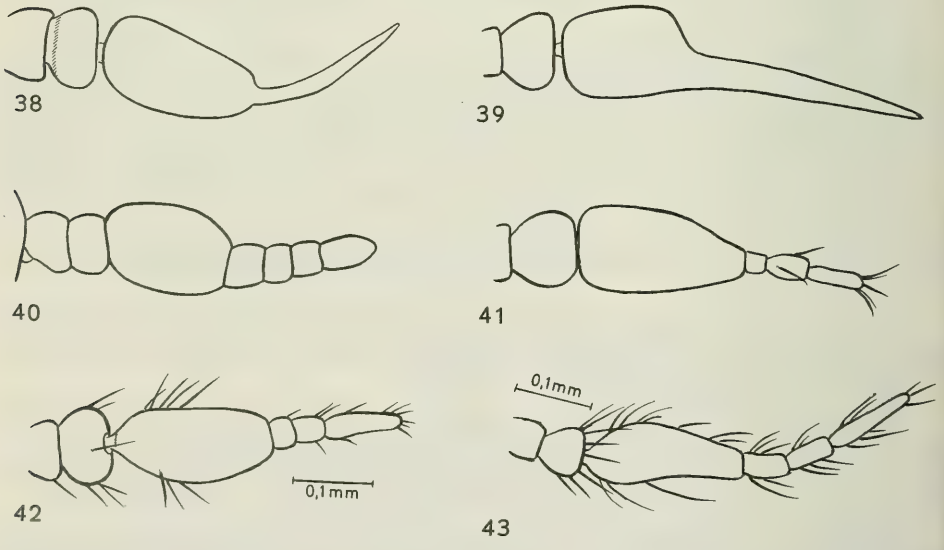


Abb. 38—43. Fühler von *Ptiolina* spec. (38), *Spania nigra* Meigen (39), *Austroleptis atriceps* Malloch (40), *Bolbomyia melanderi* Chillcott (41: rezent, Nordamerika) und *Bolbomyia loewi* Meunier (42, 43: Baltischer Bernstein). Abb. 40 gezeichnet nach Malloch 1932. Zu der Frage, ob die Exemplare aus dem Baltischen Bernstein (Abb. 42, 43) wirklich alle zu einer Art gehören und ob diese als *B. loewi* Meunier zu bezeichnen ist, siehe den Text S. 32—34. Abb. 42 ist gezeichnet nach dem Exemplar Nr. In. 22116 „*Bolbomyia* spec. 2" der Coll. Loew im British Museum; Abb. 43 nach dem Exemplar des Zoolog. Museums Kopenhagen.

Diese „**Arthroceratinae**“ gehören nach Malloch (1932) zu den Rhagionidae, nach James (1965) aber zu den Xylophagidae. Möglicherweise handelt es sich nicht um eine einheitliche Verwandtschaftsgruppe, und es wäre denkbar, daß für einige Gattungen die Annahme Mallochs, für andere diejenige James' das Richtige trifft.

In unserem Zusammenhange ist vor allem die Gattung *Bolbomyia* wichtig, weil zu ihr eine Art gehört, die im Baltischen Bernstein gefunden wurde. Frey (1954) faßte diese Gattung (unter dem Namen *Cechenia;* siehe dazu unten) mit den Gattungen *Spania, Ptiolina* und *Omphalophora* als „Unterfamilie **Spaniinae**“ zusammen. Als diagnostische Merkmale dieser Gruppe nennt er die unbehaarte Metapleura und die griffelförmige, kurze Fühlerborste (Arista).

Die Gattung *Bolbomyia* unterscheidet sich von den anderen „Spaniinae“ sensu Frey durch die gegliederte Fühlerborste (Abb. 41—43) und die größere Zahl der Tibialsporne (1, 2, 2). Das sind offenbar ursprüngliche Merkmale, in denen *Bolbomyia* mit anderen ursprünglichen Gattungen der Rhagionidae übereinstimmt. *Spania, Ptiolina* und *Omphalophora* haben, wie die meisten Gattungen der Rhagionidae, eine ungegliederte Fühlergeißel (Abb. 38, 39) und eine reduzierte Zahl von Tibialspornen (0, 2, 1). Sie wurden deshalb von früheren Autoren zu den Chrysopilinae bzw. Rhagioninae im weiteren Sinne gestellt. Daß sie gemeinsam eine engere monophyletische Gruppe bilden (die ich im folgenden „*Spania*-Gruppe“ nennen will), ist unverkennbar. Wenn aber die

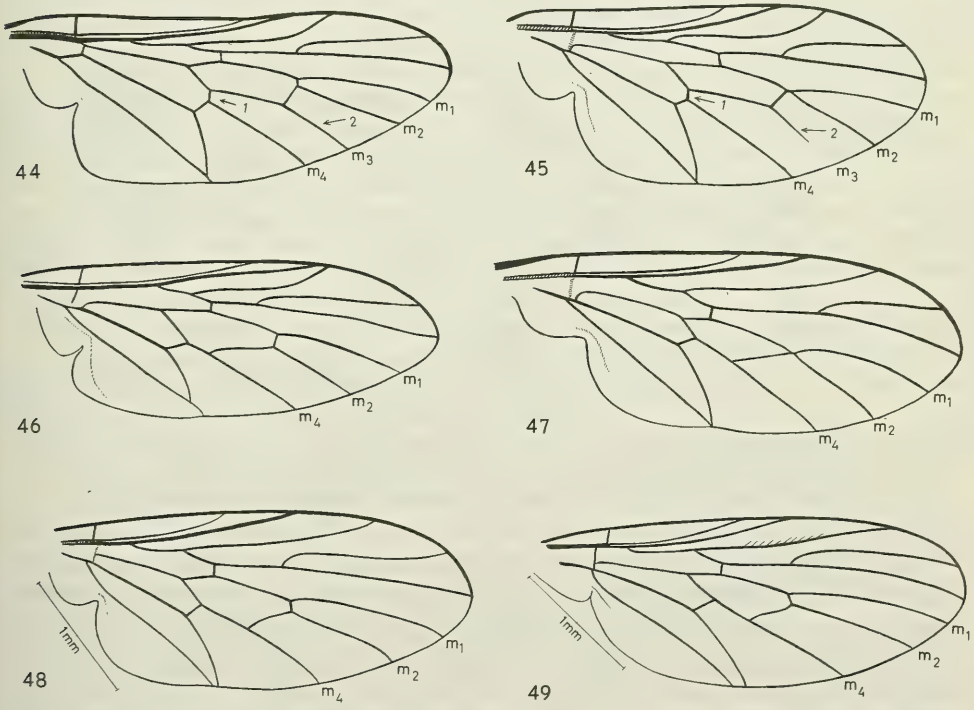


Abb. 44—49. Flügel von *Ptiolina obscura* Fall. (44), *Spania nigra* Meigen (45), *Austroleptis fulviceps* Malloch (46), *Bolbomyia nana* Loew (47: rezent, Nordamerika) und *Bolbomyia loewi* Meunier (48: Exemplar Nr. In. 22116 „*Bolbomyia* spec. 2“ aus der Coll. Loew, British Museum; 49: Exemplar des Zoolog. Museums Kopenhagen). Abb. 46 gezeichnet nach Malloch 1932. Die Pfeile in Abb. 45 und 46 weisen auf 2 Merkmale (1: m-cu-Querader vorhanden; 2: m_3 vorhanden) hin, die bei den Gattungen der *Spania*-Gruppe in ursprünglicherer Ausprägungsform vorhanden sind als bei den Gattungen *Austroleptis* und *Bolbomyia* (Abb. 46—49: m-cu-Querader und m_3 fehlen). Zu der Frage, ob die Exemplare aus dem Baltischen Bernstein (Abb. 48, 49) wirklich zu ein und derselben Art gehören und ob diese als *Bolbomyia loewi* Meunier zu bezeichnen ist, siehe den Text S. 32—34.

Annahme richtig ist, daß *Bolbomyia* mit dieser *Spania*-Gruppe am nächsten verwandt ist, dann müssen die völlig ungegliederte Fühlergeißel und andere Merkmale (z. B. die Reduktion der Tibialsporne, wohl auch die Verschmelzung des 9. männlichen Abdominalsternites mit den Basistyli) bei den Rhagionidae mindestens zweimal unabhängig entstanden sein. Ich halte das noch nicht für gesichert und glaube, daß zur Klärung der Frage, ob *Bolbomyia* mit der *Spania*-Gruppe näher verwandt ist als mit anderen „Arthroceratinae", noch weitere sorgfältige Untersuchungen notwendig sind.

Ziemlich gesichert scheint mir aber die Tatsache, daß die Gattungen *Austroleptis* und *Bolbomyia* gemeinsam eine engere monophyletische Gruppe bilden. Bei beiden Gattungen ist die Metapleura nackt (wie sonst unter den Rhagionidae nur noch bei der *Spania*-Gruppe), und im Flügelgeäder (Abb. 46—49) sind m_3 und „m-cu-Querader" vollständig reduziert.

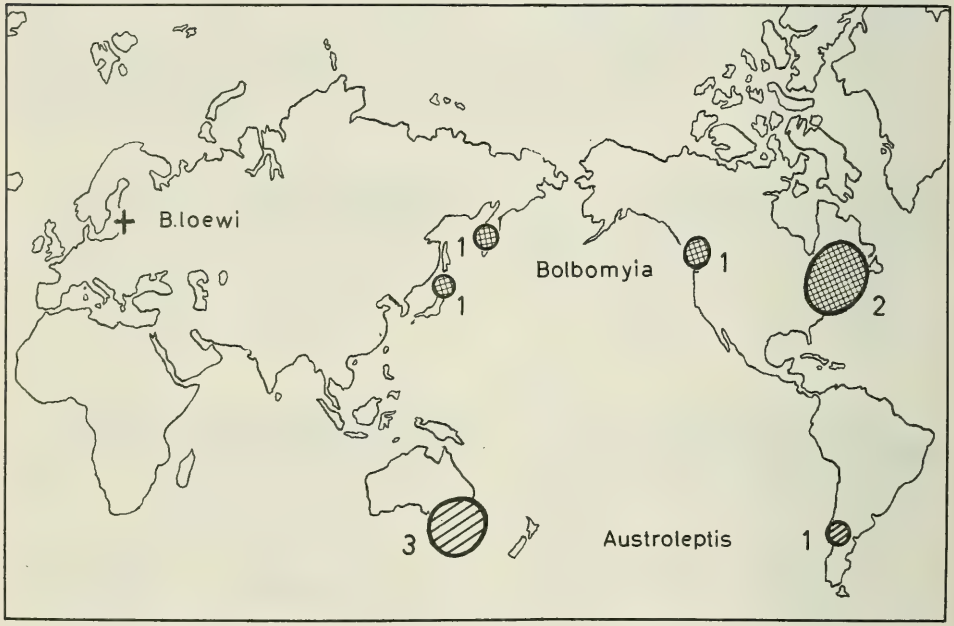


Abb. 50. Geographische Verbreitung der Gattungen *Bolbomyia* und *Austroleptis*.

Wenn also *Bolbomyia* wirklich in die von Frey begründete „Unterfamilie Spaniinae" gehören sollte, müßte das auch für *Austroleptis* gelten. Nach der Verteilung ursprünglicher und abgeleiteter Merkmale könnte dann aber zwischen *Bolbomyia-Austroleptis* einerseits und der *Spania*-Gruppe andererseits nur ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden. Auch *Bolbomyia* und *Austroleptis* müssen nach der Merkmalsverteilung als Schwestergruppe angesehen werden. Damit stimmt auch die verschiedene geographische Verbreitung der beiden Gattungen (Abb. 50) überein. Die nordamerikanischen Arten der Gattung *Bolbomyia* wurden von Chillcott (1961, 1963) revidiert. Mein Verdacht, daß auch die von Frey (1954) unter dem Namen „*Cechenia kamtschatica* Czil." aus Kamtschatka erwähnte Art zu *Bolbomyia* gehören dürfte, wurde inzwischen von Chillcott (1963) bestätigt. Der von Frey angeführte Name „*Cechenia kamtschatica* Czil." ist danach ein Schreibfehler für *Cekendia wuorentausi* Szilady 1934.

Die mir aus dem Baltischen Bernstein vorliegende Art[1] ist den rezenten Arten dieser Gattung sehr ähnlich.

Nach der Beschreibung der rezenten Arten könnte es scheinen, als bestünde in der Zahl der Fühlerglieder ein Unterschied zwischen diesen und den Bernsteinfossilien. Hier (Abb. 42, 43) folgen auf das große und breite Grundglied („3. Fühlerglied") 3 deutlich getrennte, schmale Glieder, von denen das letzte griffelförmig verlängert ist. Nach Chillcott (1961 und 1963) bestünde die Fühlergeißel bei den rezenten Arten aber nur aus 3 Gliedern. Die Untersuchung eines mikroskopischen Präparates zeigt aber, daß auch mindestens bei *B. melanderi* Chillcott 4 Geißelglieder vorhanden sind (Abb. 41). Das 2. Glied ist zwar recht klein und eng mit dem 1. Glied (dem „3. Fühlerglied") verbunden. Die beim trockenen Tier nicht erkennbare Trennungsnaht ist im mikroskopischen Präparat aber deutlich sichtbar. Es scheint mir, daß wenigstens das Weibchen von *B. wuorentausi* Szilady (Kamtschatka) in der Gliederung der Fühlergeißel (im besonderen in der Größe des 2. Geißelgliedes) nicht von den Bernsteinfossilien abweicht. Da mir jedoch nur ein als „Typus" bezeichnetes Weibchen vorliegt, konnte die allein völlige Sicherheit versprechende mikroskopische Untersuchung nicht durchgeführt werden.

Im Flügelgeäder entspringen bei der fossilen Art (Abb. 48, 49) m_1 und m_2 breit getrennt aus der Diskoidalzelle. Bei den rezenten nordamerikanischen *Bolbomyia*-Arten entspringen die beiden Adern entweder sehr dicht nebeneinander oder aus einem gemeinsamen Stiel (Abb. 47). *B. wuorentausi* (aus Kamtschatka) weicht aber von den Bernsteinfossilien nicht ab. Die Analzelle ist bei den rezenten nordamerikanischen Arten nach Chillcott entweder geschlossen oder am Flügelrande nur wenig offen (Abb. 47).

Bei allen 4 mir vorliegenden Exemplaren aus dem Bernstein ist die Analzelle am Flügelrande dagegen verhältnismäßig weit offen. Auch in diesem Merkmal stimmt *B. wuorentausi* (aus Kamtschatka) mit ihnen überein. Es ist interessant, daß die Bernsteinfossilien mit den beiden aus der Paläarktis beschriebenen rezenten Arten besser übereinstimmen als mit den rezenten nordamerikanischen Arten, und daß diese die abgeleiteteren Merkmale zu besitzen scheinen. Die von Chillcott 1963 aus Hokkaido erwähnte Art ist nicht beschrieben und mir unbekannt. Inwieweit die Bernsteinfossilien überhaupt von den rezenten Arten abweichen, wird sich erst feststellen lassen, wenn von diesen mehr Material zum Vergleich verfügbar sein wird.

Die Bernsteinfossilien und ebenso die rezenten ostpaläarktischen Arten dürften in allen bisher untersuchten Merkmalen nur wenig von den Merkmalen abweichen, die wir bei einer Art annehmen müssen, von der außer den rezenten *Bolbomyia*-Arten auch die südliche Gattung *Austroleptis* abgeleitet werden kann.

Da jedoch *Austroleptis*, die in der langgestielten Analzelle und wohl auch in dem verkürzten r_2 abgeleitete Merkmale besitzt, im Grundplan noch eine 5gliedrige Fühlergeißel (4 Glieder in der „Arista") besitzt, kann die mir vorliegende Art aus dem Bernstein kaum in die gemeinsame Stammgruppe der Gattungen *Austroleptis* und *Bolbomyia*, sondern nur in diejenige der zuletzt genannten Gattung gehören. Die Frage, ob sie die Stammart aller rezenten Arten dieser Gattung sein kann, läßt sich nicht beantworten. Eine solche Annahme könnte weder bewiesen noch widerlegt werden.

Über die Herkunft und Ausbreitungsgeschichte der südlichen Gattung *Austroleptis* ergeben sich aus dem Funde einer *Bolbomyia*-Art im Bernstein keine Aufschlüsse.

Bolbomyia loewi Meunier (Abb. 42, 43, 48—55)

1850 Loew, Programm Realschule Meseritz, p. 39: *Bolbomyia* specc.
1902 Meunier, Ann. Soc. Scient. Bruxelles 26, p. 96, Fig. 1, 2: Fühler, Flügel: *Bolbomyia Loewi.*

Vorliegendes Material:

1 ♀ Nr. In. 22116 im British Museum (Nat. Hist.), Dept. of Palaeontology mit der Angabe „Dr. H. Loew Coll. Purchd. F. A. B. Lord 1922" und (offenbar in Loews Handschrift) „*Bolbomyia* spec. 2 ♀ mein".

[1] Zur Frage, ob es sich dabei um eine oder mehrere Arten handelt, siehe unten S. 32—34.

1 ♀ Nr. In. 29108 im British Museum (Nat. Hist.), Dept. of Palaeontology mit der Angabe „Presd. A. Théry, Feb. 1932".
1 ♀ in Universitetets Zoologiske Museum Kopenhagen.
1 ♀ Nr. 8391 in der Königsberger Bernsteinsammlung; bisher, wahrscheinlich von Meunier, als „Empidae (Insecte curieux)" bezeichnet.

Die Frage, ob im Baltischen Bernstein nur eine oder mehrere Arten der Gattung *Bolbomyia* zu unterscheiden sind, ist schwer zu beantworten. Loew (1850) sprach von *Bolbomyia* nur als von einer 2. Gattung „der Familie der Xylophaginen" und gab an: „Ich lege ihr den Namen *Bolbomyia* bei und unterscheide 2 Arten. Charakteristisch ist die Bildung der Fühler, deren 3. Glied aus 4 oder 5 Abschnitten besteht, von welchen der erste viel größer und geschwollen ist." Leider ist aus dieser Angabe nicht ersichtlich, wie viele Exemplare Loew zur Verfügung hatte und ob er die Zahl der Fühlerglieder als Unterscheidungsmerkmal der beiden von ihm angenommenen Arten ansah. Benannt hat er die beiden Arten nicht.

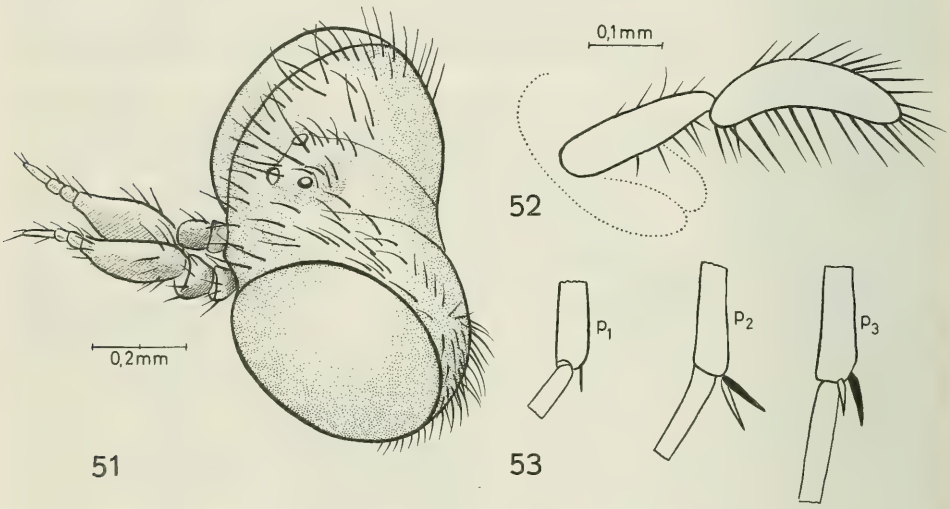


Abb. 51—53. *Bolbomyia loewi* Meunier ♀. Kopf (51: Exemplar Nr. In. 29108 des British Museum), Palpus (52: Exemplar Nr. In. 22116 „*Bolbomyia* spec. 2" der coll. Loew des British Museum) und Endsporne der Tibien (53: Exemplar des Zoolog. Museums Kopenhagen). Die Abb. 52 und 53 sind im gleichen Maßstabe vergrößert. Zu der Frage, ob die abgebildeten Exemplare zur gleichen Art gehören und ob diese als *Bolbomyia loewi* Meunier zu bezeichnen ist, siehe den Text S. 32—34.

Meunier (1902) gab über *Bolbomyia* an „Ce diptère, dont le type est conservé au Musée paléontologique de l'Université de Berlin, a été sommairement décrit et non figuré par cet auteur". Die Tatsache, daß Loew von 2 Arten gesprochen hatte, erwähnt er nicht. Wie mir Herr Prof. Dr. H. Jaeger am 16. 8. 1966 freundlicherweise mitteilte, befindet sich im paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität Berlin heute kein als „*Bolbomyia*" bezeichneter Bernstein-Einschluß mehr. Das oben erwähnte, als „*Bolbomyia* spec. 2" bezeichnete ♀ Nr. In. 22116 im British Museum scheint also das einzige Exemplar zu sein, das von dem Material Loews erhalten ist.

Meunier (1902) beschrieb seine Art „*Bolbomyia Loewi*" nicht nach dem von ihm erwähnten „Typus" Loew's im paläontologischen Museum Berlin, sondern nach einem ♀ Nr. 429 in der „collection royale de l'ambre" in Königsberg. Auch dieses Exemplar ist verschollen. Nach den von Meunier gegebenen Abbildungen bestand die Fühlergeißel beim Holotypus von *B. loewi* aus 5 Gliedern. Die Analzelle des Flügels war am Rande geschlossen. Auch im Text gibt er an: „Il existe donc en réalité sept articles aux antennes" und (über die Flügeladern): „les septième et huitième anastomosées au bord postérieur de l'aile."

Abb. 54. Habitus von *Bolbomyia loewi* Meunier ♀ (Exemplar Nr. In. 22116 „*Bolbomyia* spec. 2" der Coll. Loew des British Museum). Zu der Frage, ob das Exemplar wirklich als *Bolbomyia loewi* Meunier zu bezeichnen ist, siehe den Text S. 32—34.

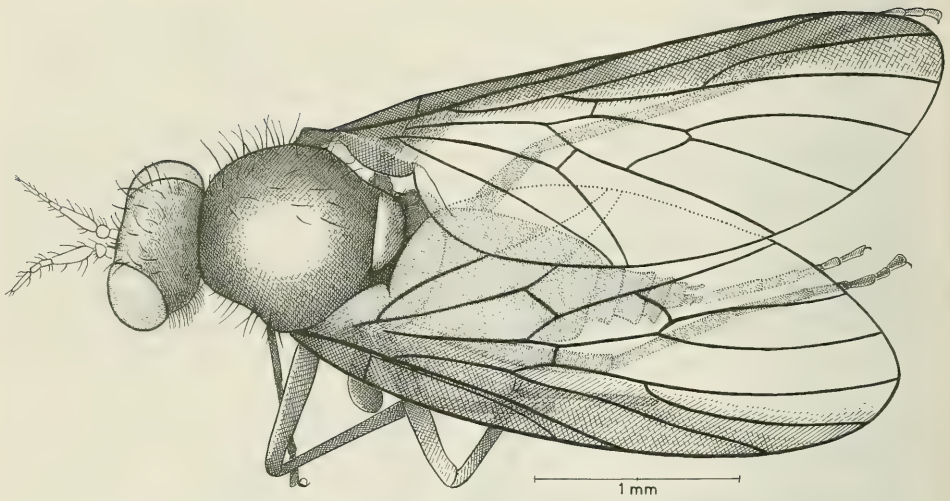


Abb. 55. Habitus von *Bolbomyia loewi* Meunier ♀ (Universitetes Zoolog. Museum Kopenhagen). Zu der Frage, ob das Exemplar wirklich als *Bolbomyia loewi* Meunier zu bezeichnen ist, vgl. den Text S. 32—34.

Wenn Meuniers Angaben richtig sind, dann dürften die 4 mir vorliegenden Exemplare nicht zu *Bolbomyia loewi*, sondern zu einer anderen Art gehören, die neu benannt werden müßte; denn bei allen diesen Exemplaren haben die Fühler nur 4 Geißelglieder (im ganzen also nur 6 Glieder), und die Analzelle ist deutlich, wenn auch nicht sehr breit, offen. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß Meunier sich geirrt hat; denn die Verengung des 1. Geißelgliedes der Fühler kann leicht den Eindruck hervorrufen, als sei hier noch ein weiteres Geißelglied vorhanden. Der Flügel des Holotypus von *B. loewi* scheint, nach Meuniers Abbildung zu urteilen, nicht sehr gut erhalten gewesen zu sein, und deshalb ist es denkbar, daß entweder eine vor der eigentlichen Analader liegende Falte oder eine Wölbung der Flügel selbst den Eindruck vorgetäuscht hat, als sei die Analzelle geschlossen. Loews Angabe, daß bei *Bolbomyia* die Fühlergeißel „aus 4 oder 5 Abschnitten" besteht, muß nicht bedeuten, daß auch ihm eine Art mit 5 Geißelgliedern vorlag. Es mag sein, daß er damit nur sagen wollte, daß die Zahl der Geißelglieder (4 oder 5) bei den ihm vorliegenden Exemplaren nicht deutlich zu erkennen war. Sollte neues Material aber beweisen, daß im Bernstein tatsächlich eine Art vorhanden ist, bei der die Fühlergeißel aus 5 Gliedern besteht, dann wäre bei dieser Art die Frage zu untersuchen, welche Beziehungen sie vielleicht mit *Austroleptis* verbinden könnten.

Die bestehenden Unsicherheiten lassen mich davon absehen, die 4 mir vorliegenden Exemplare als Vertreter einer neuen, von *B. loewi* Meunier verschiedenen Art zu beschreiben. Trotz kleiner Unterschiede möchte ich auch nicht annehmen, daß sie zu verschiedenen Arten gehören. Bei dem Exemplar aus Kopenhagen sind die Fühler etwas länger und schlanker (Abb. 43) als bei den beiden ♀♀ aus London (Abb. 42). Das kann aber an der Einbettung liegen: Das Kopenhagener Exemplar ist etwas mazeriert und vielleicht post mortem in das Bernsteinharz eingebettet worden. Kleine Unterschiede im Flügelgeäder (eine etwas geringere Breite der Zelle R_1 und eine ganz geringfügig breitere Öffnung der Analzelle am Flügelrande) überschreiten nicht die wahrscheinliche individuelle Variabilität. Der auffälligste Unterschied zeigt sich in der Behaarung der Flügeladern. Bei dem ♀ aus Kopenhagen sind alle Längsadern (von sc bis 1 a) auf der Ober- und Unterseite mit langen Borstenhaaren besetzt. Darin unterscheidet es sich

von den rezenten Arten, denn nach CHILLCOTT (1961) ist bei diesen nur r_1 auf der Oberseite beborstet. Von den übrigen Längsadern sind nur r_{2+3} und r_4 bei einer Art auf der Unterseite beborstet.

Die beiden Londoner Exemplare besitzen eine deutliche Beborstung nur auf der Oberseite der r_1. Die anderen Längsadern zeigen nur streckenweise Beborstung, am spärlichsten das Exemplar Nr. In. 22116 aus der coll. LOEW. Die einzelnen Haarborsten scheinen kürzer zu sein als bei dem Exemplar aus Kopenhagen. Die sc zeigt bei keinem der beiden Exemplare aus London Spuren von Behaarung. Ob die Unterschiede auf Artverschiedenheiten hindeuten oder anders zu erklären sind, mag dahingestellt bleiben.

Der Höcker am Vorderrande der Hinterhüften ist bei den beiden Londoner Exemplaren deutlich zu erkennen.

Alle übrigen aus dem Bernstein bekannten Arten gehören zu den **Rhagioninae** im Sinne der neueren Autoren (bzw. im Sinne von FREY 1954). Sie besitzen die diagnostischen Merkmale der rezenten Gattungen *Atherix*, *Rhagio*, *Symphoromyia* und *Chrysopilus*. Das muß nicht unbedingt bedeuten, daß sie trotz dieser formalen Übereinstimmung mit b e s t i m m t e n rezenten Gattungen nicht in die Stammgruppe umfangreicherer rezenter Gattungs k o m p l e x e gehören könnten. Ebensogut ist es aber auch möglich, daß sie mit bestimmten engeren Artengruppen der genannten Gattungen näher verwandt sind als mit anderen. Diese Frage zu entscheiden, ist zur Zeit unmöglich, da es bis jetzt keine zusammenfassende Darstellung der rezenten Rhagionidae und erst recht keine Untersuchung gibt, in der die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Arten sorgfältig herausgearbeitet wären. Sicher ist nur, daß die wohl annähernd 500 bekannten rezenten Arten der „Rhagioninae" auf mehrere Arten der Bernsteinzeit zurückgeführt werden müssen.

Unter den gegenwärtigen Bedingungen halte ich eine genauere Untersuchung der im Bernstein vertretenen Arten für zwecklos. Ich beschränke mich auf einige Anmerkungen zu den bisher beschriebenen Arten und Hinweise auf die erhaltenen Typen und anderes Material, das mir aus verschiedenen Sammlungen bekannt geworden ist in der Hoffnung, daß diese Hinweise sich bei einer späteren sorgfältigen und umfassenden Revision als nützlich erweisen könnten.

Gattung *A t h e r i x*

LOEW (1850) spricht von 4 Arten, die er „recht sicher unterscheiden konnte". Das Material, auf das er sich stützte (aus der Sammlung BERENDT), befindet sich heute in der Sammlung des Institutes und Museums für Paläontologie der Humboldt-Universität Berlin und wurde mir von Herrn Prof. Dr. H. JAEGER freundlicherweise zugänglich gemacht. Die Arten tragen die Bezeichnungen „sp. 1 *angustifrons*", „sp. 2 *pelecocera*", „sp. 3 *latifrons*" und „sp. 4 *pusilla*". Außerdem sind noch einige Exemplare als „*Atherix* sp. dub." bezeichnet. Beschrieben hat LOEW keine von diesen Arten, und auch die Namen hat er nicht veröffentlicht. MEUNIER (1899) führt aber später, unter Angabe der Nummern der betreffenden Stücke, 2 dieser Namen an (*angustifrons* Loew und *pelecocera* Loew), ohne die Arten aber zu beschreiben. Von ihm hat HANDLIRSCH (1908) die beiden Namen, die in Wirklichkeit aber nomina nuda sind, übernommen. MEUNIER kann die Namen, die LOEW niemals veröffentlicht hat, nur von Bernsteineinschlüssen haben, die LOEW selbst beschriftet hat. Das können aber nicht die oben erwähnten Berliner Exemplare gewesen sein, da diese keine Nummern tragen.

Alle die oben erwähnten, von LOEW benannten und als „Original Dr. B." bezeichneten Exemplare des Berliner Museums gehören nicht in die Gattung *Atherix*, sondern zu *Symphoromyia* (siehe unten). MEUNIER (1912) hat später in der Gattung *Atherix* 3 weitere Arten beschrieben, ohne auf die von ihm 1899 erwähnten Namen LOEWS Bezug zu nehmen oder anzugeben, daß sich die von ihm beschriebenen Arten von denen

Loews unterscheiden. Von diesen Arten hat Meunier (1916) später selbst 2 in die Gattung *Symphoromyia* überführt (siehe unten). Nur die folgende beschriebene Art ist bisher also noch nicht formell aus der Gattung *Atherix* entfernt worden:

exigua Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch k. preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 74, Taf. 3, Fig. 22: Vordertarsus: *Atherix*

1916 Meunier, Tijdschr. Ent. 59, p. 277

Von dieser Art gibt Meunier (1916) an, nur bei ihr sei die Analzelle geschlossen wie bei der rezenten Gattung *Atherix*. Über die Zahl der Sporne an den Hinterschienen sagt er nichts. Der Holotypus (nach Meunier: coll. Klebs Nr. 400) konnte nicht aufgefunden werden. Wahrscheinlich ist er mit der gesamten Sammlung der preußischen geologischen Landesanstalt zerstört worden. Die Art wird also ungedeutet bleiben müssen.

Mir selbst liegen aus dem Baltischen Bernstein nur wenige Exemplare vor, die wirklich in die Gattung *Atherix* gehören:

1 ♀ „C. V. Henningsen 26–2–1965" in Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen.

2 ♀♀ in einem Bernsteinblock Nr. SB 372, Königsberger Bernsteinsammlung.

1 ♀ Nr. B I 6777 in der Königsberger Bernsteinsammlung. Es ist als „*Leptis exporrecta?* Meun." bezeichnet. Die Nummer dieses Stückes wird aber in der Beschreibung der genannten Art (siehe unten) nicht erwähnt. Es gehört also offenbar nicht zu deren Syntypen.

1 ♀ ohne Nummer in der Königsberger Bernsteinsammlung. Das Exemplar befand sich zusammen mit einem ♀ aus der Gattung *Symphoromyia* in einer Tüte mit der Aufschrift „*Atherix examinata* Meun.". Offenbar gehört das Exemplar aber nicht zu den Syntypen dieser Art.

Gattung *Symphoromyia*

Zu dieser Gattung gehören die meisten, wenn nicht alle, früher unter dem Namen „*Atherix*" beschriebenen Arten aus dem Bernstein. Es ist nicht wahrscheinlich, daß irgendeine andere rezente Gattung mit *Symphoromyia* näher verwandt ist, so daß die Verwandschaftsbeziehungen der fossilen Arten relativ klar sind. In die Gattung *Symphoromyia* gehören die folgenden bisher veröffentlichten Namen:

angustifrons (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 Meunier, Misc. Ent. 7, p. 177: *Atherix;* nomen nudum

Weder Loew noch Meunier haben diese Art beschrieben. Meunier nennt die Nummern von 4 Exemplaren, die sich früher in der Königsberger Sammlung befanden. Keines dieser Exemplare ist erhalten. Im Paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität Berlin befinden sich aber 4 ♀♀, die, zweifellos von Loew selbst, als „*Atherix* sp. 1 *angustifrons*" und als „Original" bzw. „Doubl." Dr. B(erendt) bezeichnet sind. Sie entsprechen also einer der 4 „*Atherix*"-Arten, die Loew (1850) im Bernstein festgestellt haben wollte.

evecta Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch k. preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 73, Taf. 3, Fig. 18—20, Taf. 4, Fig. 1: Vorder- und Hintertarsus ♂, ♀: *Atherix*

1916 Meunier, Tijdschr. Ent. 30, p. 277: *Symphoromyia*

Die 24 Exemplare, deren Nummern Meunier (1909) angibt und die als Syntypen anzusehen sind, sind sämtlich verschollen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befinden sich aber noch jetzt 3 Exemplare, die als *Atherix evecta* Meun. bezeichnet sind, aber zur Gattung *Symphoromyia* gehören. Eines dieser Exemplare (♀) ist ohne

Nummer, die beiden anderen tragen die Nummer D 7 (♂) und D 8 (♀). Keine dieser beiden Nummern wird in einer der Arbeiten MEUNIERS erwähnt. Es ist aber möglich, daß D 7 und D 8 die beiden Stücke sind, die MEUNIER (1916) erwähnt.

examinata Meunier

1912 MEUNIER, Jahrbuch k. preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 74, Taf. 3, Fig. 21, Taf. 4, Fig. 2, 3: Vordertarsus ♂♀, Mitteltarsus ♀: *Atherix*

1916 MEUNIER, Tijdschr. Ent. 59, p. 277: *Symphoromyia*

Auch bei dieser Art sind die 6 Exemplare (Syntypen), die MEUNIER (1909) erwähnt, verschollen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich aber noch heute eine Tüte mit der Aufschrift „*Atherix examinata* Meun.". Sie enthält 2 ♀♀ ohne Nummern, von denen das eine in die Gattung *Atherix*, das andere in die Gattung *Symphoromyia* gehört. Sicherlich gehören beide Exemplare nicht zu den Syntypen von *examinata*.

latifrons Loew (in litt.)

Im Paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, befindet sich 1 ♀, das, zweifellos in LOEWS Handschrift, als „*Atherix* sp. 3 *latifrons*" und „Original Dr. B." bezeichnet ist. Der Name ist niemals veröffentlicht worden. Das Exemplar gehört aber zweifellos zu einer der 4 „*Atherix*"-Arten, die LOEW (1850) im Bernstein erkannt zu haben glaubte.

pelecocera (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 7, p. 177: *Atherix*

Für diese Art gilt dasselbe wie für *angustifrons* (siehe oben). Weder LOEW noch MEUNIER haben sie beschrieben. MEUNIER führt diesen Namen lediglich an und nennt die Nummer eines Exemplares der Königsberger Sammlung, das offenbar den Namen trug. Dieses Exemplar ist nicht erhalten. Im Paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, befinden sich aber 6 ♀♀ (ohne Nummern), die, zweifellos in LOEWS Handschrift, als „*Atherix* sp. 2 *pelecocera*" und „Original Dr. B." bzw. „Doubl. Dr. B." bezeichnet sind. Es handelt sich also zweifellos um das Originalmaterial einer der 4 „*Atherix*"-Arten, die LOEW im Bernstein erkannt zu haben glaubte.

pusilla Loew (in litt.)

Dieser Name ist niemals veröffentlicht worden. Im Paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, befinden sich aber 3 ♀♀, die, zweifellos in LOEWS Handschrift, als „*Atherix* sp. 4 *pusilla*" und „Original Dr. B." bezeichnet sind. Es handelt sich also zweifellos auch hier um das Originalmaterial einer der 4 „*Atherix*"-Arten, die LOEW (1850) im Bernstein erkannt zu haben glaubte.

succini Paramonow

1938 PARAMONOW, Trav. Inst. Zool. Biol. Acad. Sci. RSS Ukraine, No. 18 (1936), p. 57, Fig. 1—7: Kopf, Thorax, Fühler, Flügel ♀: *Symphoromyia*

PARAMONOW erwähnt die Arbeiten MEUNIERS nicht. Es ist daher möglich, daß diese und die folgende Art mit den von MEUNIER beschriebenen Arten identisch sind. Über den Verbleib der Typen ist nichts bekannt. Nach der Abbildung des Flügels ist bei dieser Art m_3 verkürzt. Das kommt als individuelle Variante auch bei rezenten Arten vor: Vgl. die Abbildung des rechten und linken Flügels eines Individuums von *Symphoromyia immaculata* Meigen bei LINDNER (1925, Textfig. 15).

tertiaerica Paramonow

1938 PARAMONOW, Trav. Inst. Zool. Biol. Acad. Sci. RSS Ukraine, No. 18 (1936), p. 59, Fig. 4: ♀ Fühler, Abdomen, Palpen und Rüssel, Vorderbein: *Symphoromyia*

Siehe dazu unter *succini* (vorstehende Art).

Außer den vorstehend unter verschiedenen veröffentlichten und unveröffentlichten Artnamen angeführten Exemplaren sind mir noch 85 weitere (4 ♂♂ und 81 ♀♀) aus der Königsberger Bernsteinsammlung (zur Zeit im Geologisch-paläontologischen Insti-

tut der Universität Göttingen), aus dem Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, aus den geologisch-paläontologischen Instituten der Universitäten Bonn und Tübingen, aus der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, dem Naturhistorischen Museum Wien und aus Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen, bekannt geworden. Die Exemplare waren größtenteils bisher nicht benannt, einige waren als „*Atherix* spec." und einige (in der Königsberger Sammlung) sogar mit den Namen von Arten bezeichnet, die MEUNIER in der Gattung *Leptis* (= *Rhagio)* beschrieben hat. Keines dieser Exemplare ist aber als Typus irgendeiner beschriebenen Art anzusehen. Zweifellos befinden sich in anderen Sammlungen noch zahlreiche weitere Exemplare dieser (neben *Rhagio*) im Bernstein häufigsten Rhagioniden-Gattung. Die Klärung der Frage, wie viele Arten im Bernstein zu unterscheiden sind und welche Namen sie tragen müssen, ist eine überaus mühevolle und undankbare Aufgabe.

Gattung *Rhagio* (= *Leptis;* einschließlich *Palaeohilaromorpha*)

LOEW (1850) schrieb, daß er in der Gattung „*Leptis*" nur 5 Arten „recht sicher unterscheiden" konnte. Er sei aber überzeugt, daß von dieser Gattung und von „*Atherix*" (unter diesem Namen führt er 4 Arten an, die alle zu *Symphoromyia* gehören; siehe oben) „wenigstens die doppelte Artenzahl vorhanden ist". Die Bestimmung der Arten nannte er „eine wahre Plage". „Die Veränderlichkeit des Flügelgeäders und der Körpergröße macht es schwer, ein bestimmtes Resultat zu erlangen; überdies wird die Untersuchung nicht durch die Anwesenheit erheblicher Formdifferenzen unterstützt."

LOEW selbst hat keine Arten beschrieben und auch keine Artnamen veröffentlicht. In seinem Verzeichnis der LOEWschen Typen führt MEUNIER (1899) aber 4 Namen an, die LOEW seinen „Typen" gegeben hatte. Sie sind nomina nuda geblieben. Das Originalmaterial LOEWs befindet sich aber in der Sammlung des Institutes und Museums für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin (siehe unten).

Später (1909) beschrieb MEUNIER selbst mehrere Arten, ohne aber im geringsten auf das LOEWsche Material oder die LOEWschen Artnamen Rücksicht zu nehmen. Mit größter Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß wenigstens einige der von LOEW gegebenen Namen auf die von MEUNIER (1909) unter anderen Namen beschriebenen Arten zu beziehen sind. MEUNIER benutzte zur Unterscheidung der Arten fast ausschließlich die Länge der Tarsenglieder. Ich halte es für sehr problematisch, die von ihm beschriebenen Arten danach unterscheiden zu wollen. Über die „Gattung" *Palaeohilaromorpha* siehe unter *bifurcata.*

acutangula (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 7, p. 177: *Leptis;* nomen nudum

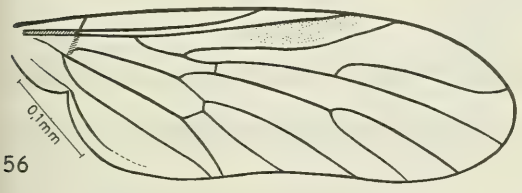
MEUNIER nennt, ohne die Art zu beschreiben, die Nummer eines Exemplares aus der Königsberger Sammlung, das aber nicht erhalten ist. Dagegen befinden sich im Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, 1 ♂ und 3 ♀♀, die, zweifellos in LOEWs Handschrift, als „*Leptis* sp. 2 *acutangula*" und „Original Dr. B." bzw. „Doubl. Dr. B." bezeichnet sind: Zweifellos das Originalmaterial zu einer der Arten, die LOEW (1850) im Bernstein unterscheiden zu können glaubte.

bifurcata Meunier *(Palaeohilaromorpha)* (Abb. 56, 57)

1902 MEUNIER, Ann. Sci. Nat. Zool. Paris 16, p. 400, Taf. 2, Fig. 6: Flügel; *Palaeohilaromorpha*
Holotypus: 1 ♀ Nr. 8706 in der Königsberger Bernsteinsammlung.

Die Gattung *Palaeohilaromorpha,* deren Name auf eine gewisse Ähnlichkeit mit der Gattung *Hilarimorpha* hinweisen soll, hat mit dieser nichts zu tun. Die systematische Stellung von *Hilarimorpha,* die auch als Vertreter einer besonderen Familie, Hilarimorphidae, angesehen wird, ist ungeklärt und umstritten. Wenn sie Verwandtschaftsbeziehungen zu den Rhagionidae hat, wie manche Autoren annehmen, dann

können diese nur bei den Spaniinae oder Arthroceratinae liegen. Dagegen stimmt *Palaeohilaromorpha* im Bau der Fühler, in den kräftigen paarigen Endspornen an den Mittel- und Hintertibien und im Bau des Legrohres mit der Gattung *Rhagio* überein. Sie unterscheidet sich von dieser Gattung nur durch das Fehlen der hinteren Querader (tp) im Flügel. Infolgedessen ist keine geschlossene Diskoidalzelle vorhanden. Ein solcher Defekt könnte wohl auch individuell gelegentlich auftreten. Wenn man die Bernsteinfossilien, die in ihren erkennbaren Merkmalen mit den diagnostischen Merkmalen der rezenten Gattung *Rhagio* übereinstimmen, in diese einbeziehen will, dann ist *Palaeohilaromorpha bifurcata* im Grunde nichts anderes als eine Art der Gattung *Rhagio*, bei der tp verlorengegangen ist.



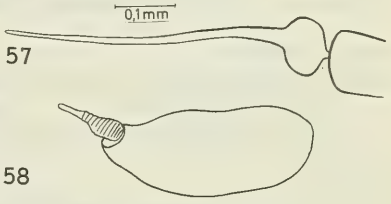


Abb. 56—58. Flügel (56) und Fühler (57) des Holotypus von *Palaeohilaromorpha bifurcata* Meunier. 58: Fühlergeißel von *Hilarimorpha singularis* Egg. (rezent). In Abb. 56 ist der linke Flügel des Exemplares spiegelbildlich gezeichnet. Der Flügel liegt nicht in einer Ebene, sondern ist am Hinterrande der Basis, in der Mitte und an der Spitze ziemlich stark nach unten gewölbt. Die Länge einzelner Geäderabschnitte ist daher nicht maßstabgerecht dargestellt. In Abb. 57 ist der Endabschnitt der Fühlergeißel perspektivisch etwas verkürzt.

distans Loew: in litt.

Dieser Name ist bisher nicht veröffentlicht worden. Im Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, befindet sich 1 ♂, das, zweifellos in der Handschrift Loews, als „*Leptis* sp. 6 *distans*" und „Original Dr. B." bezeichnet ist. Es handelt sich also zweifellos um den „Typus" einer der Arten, die Loew im Bernstein unterscheiden zu können glaubte.

expassa Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 69, Taf. 3, Fig. 1—3 (4): Vordere und hintere Tarsenglieder; *Leptis*

Keines der von Meunier aufgeführten Exemplare scheint erhalten zu sein. In der Königsberger Bernsteinsammlung befinden sich jedoch 2 ♀♀ mit den Nummern XX B 4470 und XX B 4504 und der Bezeichnung „*Leptis expassa* Meun.". Die Nummern sind jedoch bei Meunier (1912) nicht angeführt. Es kann sich also nicht um Syntypen handeln.

exporrecta Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 70, Taf. 3, Fig. 5—6: Vordere und hintere Tarsenglieder; *Leptis*

Keines der von Meunier mit Nummern angeführten 12 Exemplare (Syntypen) scheint erhalten zu sein.

exposita Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 70, Taf. 3, Fig. 9—10: Vordere und hintere Tarsenglieder; *Leptis*

Der Holotypus ist verschollen.

exsanguis Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 70, Taf. 3, Fig. 7—8: Vordere und hintere Tarsenglieder; *Leptis*

Der Holotypus ist verschollen.

fascinatoris Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 71, Taf. 3, Fig. 11—13: Vordere Tarsenglieder, ♀ Legrohrende; *Leptis*

Von den 6 bei Meunier mit Nummern genannten Exemplaren (Syntypen) ist keines nachzuweisen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich jedoch 1 Tüte mit 2 Bernsteinstücken ohne Nummern. Eines dieser Exemplare (♂) gehört zu einer Art der Gattung *Rhagio*, das andere (♀) zu *Symphoromyia* spec. Die Tüte trägt die Aufschrift „*Leptis fascinatoris* Meun.".

fera Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 72, Taf. 3, Fig. 16—17: Fühler, mittere Tarsenglieder

Die 3 von Meunier mit Nummern angeführten Exemplare (Syntypen) sind verschollen.

flexa (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 Meunier, Misc. Ent. 7, p. 177, Taf. III, Fig. 22: Habitus dorsal; *Leptis;* nomen nudum

Im Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, 1 Exemplar mit der zweifellos von Loew stammenden handschriftlichen Bezeichnung „*Leptis* sp. 1 *flexa* ♀ var." und „Original Dr. B.". Es handelt sich also sicher um eine der Arten, die Loew (1850) im Bernstein unterscheiden zu können glaubte. Die Exemplare, die Meunier (1899) mit Nummern anführt, sind verschollen.

ignava Meunier

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 72, Taf. 3, Fig. 16—17: Fühler, mittlere Tarsenglieder

Der Holotypus ist verschollen.

recurva (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 Meunier, Misc. Ent. 7, p. 177: *Leptis;* nomen nudum

Die von Meunier (1899) mit Nummern angeführten Stücke sind verschollen. Im Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, befindet sich 1 ♀ mit den handschriftlichen, zweifellos von Loew stammenden Angaben: „*Leptis* sp. 4 *recurva?* ♀" „Dr. B." „NB. einziges Exemplar der Sammlung" und einem Hinweis auf eine Tafelabbildung des von Berendt geplanten, aber nie erschienenen Bernsteinwerkes. Zweifellos eine der Arten, die Loew (1850) im Bernstein unterscheiden zu können glaubte.

samlandica Meunier

1916 Meunier, Tijdschr. Ent. 59, p. 277, Fig. 4—5: Vorder- und Mitteltarsus; *Leptis*

1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 72, Taf. 3, Fig. 4: *Leptis expassa* var.

Das von Meunier (1912) erwähnte Exemplar der coll. Klebs (Nr. 102), das nach Meunier (1916) zu dieser Art gehören soll, ist verschollen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich jedoch 1 ♀ mit der Nummer D 9 und der Angabe „*Leptis samlandica* Meun.". Obwohl Meunier in seiner Beschreibung der Art (1916) keine Nummer angibt, ist anzunehmen, daß es dieses Exemplar war, das ihm bei Anfertigung der Beschreibung vorlag, also der Holotypus.

valida (Loew) Meunier: nomen nudum

1899 Meunier, Misc. Ent. 7, p. 177: *Leptis;* nomen nudum

Die von Meunier (1899) mit Nummern angeführten Stücke sind verschollen. Im Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität, Berlin, 3 ♂♂ und 3 ♀♀ mit der handschriftlichen, zweifellos von Loew stammenden Angabe „*Leptis* sp. 5 *valida*" bzw. „*valida* var. *min.*" und „*valida* var. *appendiculata*" und den weiteren Angaben „Dr. B." bzw. „Original Dr. B." und „Doubl. Dr. B.". Zweifellos das Originalmaterial zu einer der Arten, die Loew (1850) im Bernstein unterscheiden zu können glaubte.

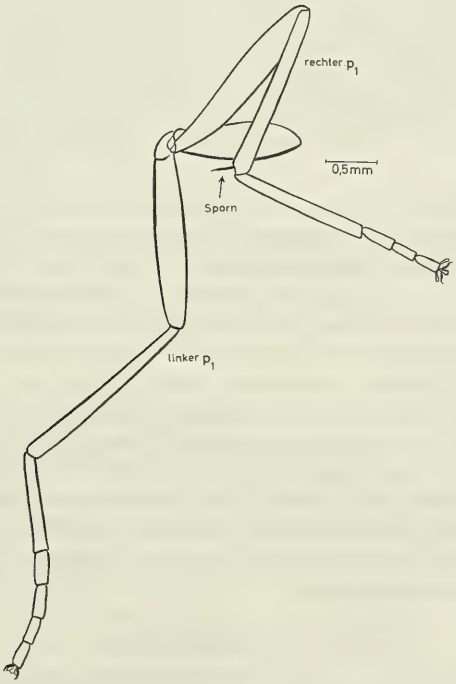


Abb. 59. *Rhagio* spec. ♀ (Nr. II B 666 der Königsberger Bernsteinsammlung). Rechte Vorderschiene (t_1) mit 1 kräftigen Endsporn.

Außer den vorstehend unter verschiedenen veröffentlichten und unveröffentlichten Artnamen angeführten Exemplaren liegen mir noch weitere 63 (23 ♂♂, 40 ♀♀) aus den Sammlungen vor, die oben bei der Gattung *Symphoromyia* genannt sind. Besonders erwähnenswert ist ein Weibchen von *Rhagio* spec. in der Königsberger Sammlung (Nr. II B 666; Mus. Stantien & Becker Nr. 2666), bei dem die rechte Vorderschiene t_1 einen deutlichen Endsporn trägt (Abb. 59). Die linke Vorderschiene ist wie bei allen anderen bekannten Arten der Gattung *Rhagio* (und verwandter Gattungen) ohne Endsporn. Das Exemplar liegt zusammen mit 1 ♀ von *Anthoclusia gephyrea* Hennig (Fam. Authomyzidae) in einem Bernsteinblock.

Merkwürdigerweise ist das Geschlechterverhältnis bei *Rhagio* viel ausgeglichener als bei *Symphoromyia,* obwohl die Weibchen ebenfalls zahlreicher sind als die Männchen. Die Revision der *Rhagio*-Arten des Bernsteins wird mindestens ebenso schwierig sein wie die der Gattung *Symphoromyia* und setzt, wie bei dieser Gattung, eine Durcharbeitung der rezenten Gattung und ihrer nächsten Verwandten nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik voraus.

Gattung *Chrysopilus* (einschließlich *Palaeochrysopila*)

spec c.

1892 Meunier, Bull. Soc. Ent. France, p. LXXXIII: *Chrysopila* spec. und *Palaeochrysopila* spec.
1895 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 19, Mém., p. 4: *Chrysopila* spec. und *Palaeochrysopila* spec.
1909 Meunier, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 33, p. 101: *Palaeochrysopila*, wahrscheinlich Subgenus von *Chrysopila*
1908 (1909?) Meunier, Comptes Rend. Acad. Sci. Paris 147, p. 1362—1363
1912 Meunier, Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 65

Meunier gab 1892 und 1895 nur an, daß er eine Art der Gattung „*Chrysopila*" im Baltischen Bernstein gefunden habe und daß er sich die Bestimmung von Osten-Sacken bestätigen ließ. Außerdem habe er eine Art gefunden, die sich von „*Chrysopila*" nur durch die leicht, aber deutlich offene Analzelle unterschied und für die er daher den Gattungsnamen *Palaeochrysopila* vorgesehen habe. Eine Beschreibung der Arten ist niemals erfolgt. Später erwähnt Meunier (1909, 1912) die Gattung „*Chrysopila*" überhaupt nicht mehr, und für *Palaeochrysopila* gibt er nur an, daß er sie „nicht mehr vorgefunden habe" und daß sie „wahrscheinlich als zur Gattung *Chrysopila* gehörig zu betrachten" sei.

Die Exemplare, auf die Meunier seine Angaben stützte, sind verschollen. In der Königsberger Bernsteinsammlung befindet sich nur eine leere Tüte mit der Nummer K 2389 und den Namen von 6 verschiedenen Dipteren-Arten, darunter (unter „6") auch „*Palaeochrysopila*". Es hat nicht den Anschein, als hätte diese Tüte jemals Bernsteinstücke enthalten. Möglicherweise ist das Exemplar von *Palaeochrysopila* (ebenso wie die anderen Arten) niemals nach Königsberg zurückgekommen und mit den Sammlungen Meuniers zerstört worden.

Mir selbst liegen nur 2 ♀♀ mit den diagnostischen Merkmalen der Gattung *Chrysopilus* vor: in der Königsberger Bernsteinsammlung (Nr. B 425) und im Naturhistorischen Museum Wien (paläontologische Abteilung; Nr. D 18). Es hätte wenig Sinn, diese Exemplare zu beschreiben und ihnen einen Artnamen zu geben; denn ohne eine sorgfältige Durcharbeitung der artenreichen und weit verbreiteten rezenten Gattung *Chrysopilus* und ihrer nächsten Verwandten wäre das Verhältnis der fossilen Arten zu den rezenten doch nicht zu bestimmen.

Familie Tabanidae

Aus der Familie Tabanidae ist im Baltischen Bernstein bisher nur eine Art gefunden worden. Sie ist von Loew (1850) unter dem Namen „*Silvius laticornis*" erwähnt, aber nicht beschrieben worden. Später hat Meunier (1902) 2 Exemplare (♀♀) beschrieben, die er mit der von Loew beschriebenen Art, wahrscheinlich mit Recht, identifiziert.

Mir liegen im ganzen 6 Exemplare vor (darunter eines der beiden von Meunier beschriebenen ♀♀ und vielleicht das von Loew erwähnte Exemplar), die alle zur selben Art zu gehören scheinen. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß auch die Notiz von Helm, die Handlirsch (1908) nicht auf „*Silvius laticornis* Loew", sondern auf eine besondere „*Silvius* sp." bezieht, die gleiche Art zum Gegenstand hatte.

Der Nachweis von Tabanidae im Bernstein ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Schon Loew (1850) hebt mit Recht hervor, daß er „als ein Beweis der gleichzeitigen Existenz von Säugetieren angesehen werden könne, auf welche die blutsaugenden Weibchen derselben angewiesen sind". Zum anderen ist die verhältnismäßig große Zahl der jetzt schon bekannt gewordenen Exemplare bemerkenswert; denn es handelt sich doch um recht große und kräftige Tiere. Das Fehlen oder die Seltenheit von Familien, deren Vorkommen im Bernstein man viel eher erwarten sollte, wird oft damit begründet, daß es sich um große und kräftige Formen handelt, die nicht leicht vom Bernsteinharz eingefangen werden konnten. Die Tabanidae zeigen auf jeden Fall, daß das auch bei solchen Tieren nicht unmöglich war.

Sehr schwer zu beurteilen ist die systematische Stellung der im Bernstein vertretenen Tabanidae. Die Gattung *Silvius*, zu der Loew und Meunier sie stellten, gehört in einen verhältnismäßig artenreichen Komplex von Gattungen (Tribus Chrysopini im Sinne von Mackerras), der nach Mackerras (1954) vorwiegend in der holarktischen Region verbreitet ist. Aber in die Gattung *Silvius* wurden früher zahlreiche Arten gestellt, die gar nicht näher mit der Artengruppe verwandt sind, die heute den Namen *Silvius* trägt. „It was, in fact, one of the dumps of the family" (Oldroyd 1957).

Für das System der Tabanidae bilden, nach langer Stagnation, die Arbeiten von Mackerras einen entscheidenden Schritt nach vorn. Nach der Darstellung dieses Autors (1954) scheint es, daß wir bei den Tabanidae (nach Ausscheidung der Pelecorrhynchidae) 2 Schwestergruppen annehmen dürfen, von denen die eine nur die „Unterfamilie Pangoniinae" umfaßt, während zu der anderen 3 Unterfamilien, Scepsidinae, Chrysopinae und Tabaninae, gehören. Leider liegen die Merkmale, mit deren Hilfe diese Annahme begründet werden kann, in den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen, die bei den Fossilien nicht oder nicht mit hinreichender Genauigkeit untersucht werden können.

Nach den diagnostischen Merkmalen der rezenten Formen (Tabelle bei Mackerras 1955) würden die Weibchen der im Bernstein vertretenen Art entweder zu den Pangoniinae (Tribus Pangoniini) oder zu den Chrysopinae gehören. Eine sichere Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten kann nicht getroffen werden, weil die unterscheidenden Merkmale (9. Tergit des Abdomens ungeteilt bei den Pangoniinae, geteilt bei den Chrysopinae) nicht feststellbar sind. Beide müssen daher auf indirektem Wege geprüft werden.

Bei den Chrysopinae unterscheidet Mackerras (1955) 3 Tribus: Rhinomyzini, Chrysopini und Bouvieromyiini. Die beiden zuerst genannten Gruppen sind mehr oder weniger deutlich durch abgeleitete Merkmale ausgezeichnet, die bei der Art aus dem Bernstein fehlen. Nach den diagnostischen Merkmalen würde diese (ihre Zugehörigkeit zu den Chrysopinae vorausgesetzt) zur Tribus Bouvieromyiini gehören. Aber das ist eine ausschließlich durch ursprüngliche Merkmale ausgezeichnete Gruppe. Das gleiche gilt innerhalb der Tribus wieder für die Gattung *Mesomyia*.

Ehe mir das wahrscheinlich zur gleichen Art gehörige Männchen aus dem Bernstein bekannt wurde, hatte ich angenommen, daß die Weibchen tatsächlich zur Gattung *Mesomyia* gehören, denn die feststellbaren Merkmale lassen sich gut mit dieser Annahme in Einklang bringen.

Es ist reizvoll, einen Augenblick an der Vorstellung festzuhalten, daß die Art *laticornis* aus dem Bernstein tatsächlich in allen erkennbaren Merkmalen mit der rezenten Gattung *Mesomyia* im Sinne von Mackerras übereinstimmt, und zu überlegen, was mit dieser Feststellung wirklich gewonnen wäre.

In Abb. 60 ist die geographische Verbreitung der „Tribus Bouvieromyiini" dargestellt. Die schraffierten Flächen bezeichnen das Verbreitungsgebiet der „Gattung *Mesomyia*". Die von ihnen ausgehenden Pfeile weisen auf Artenkomplexe hin, die wohl bestimmten lokalen Artenkomplexen von „*Mesomyia*" nahestehen, aber als besondere „Gattungen" abgetrennt werden, weil sie auffälligere Sondermerkmale besitzen. In Nordamerika ist die Gattung *Merycomyia* verbreitet. Außerdem gibt es 2 mediterrane Arten (Marokko und Dardanellen), von denen man früher annahm, daß sie zu *Mesomyia* gehören. Der Typus der einen (*Diachlorus maroccanus* Big.) ist verschollen (Oldroyd in litt. 13. 12. 1965). Die andere Art (*Silvius inflaticornis* Austen) gehört nach Oldroyd (in Leclerq 1960, p. 27) sicher nicht in die Gattung *Mesomyia*, sondern wahrscheinlich zu *Silvius*.

Nehmen wir dazu die Tribus Rhinomyzini und Chrysopini, dann können wir von der Hypothese ausgehen, daß bei den Chrysopinae, wenn wir diese Gruppe selbst als monophyletisch ansehen dürfen, 6 verschiedene monophyletische Teilgruppen zu unterscheiden sind:

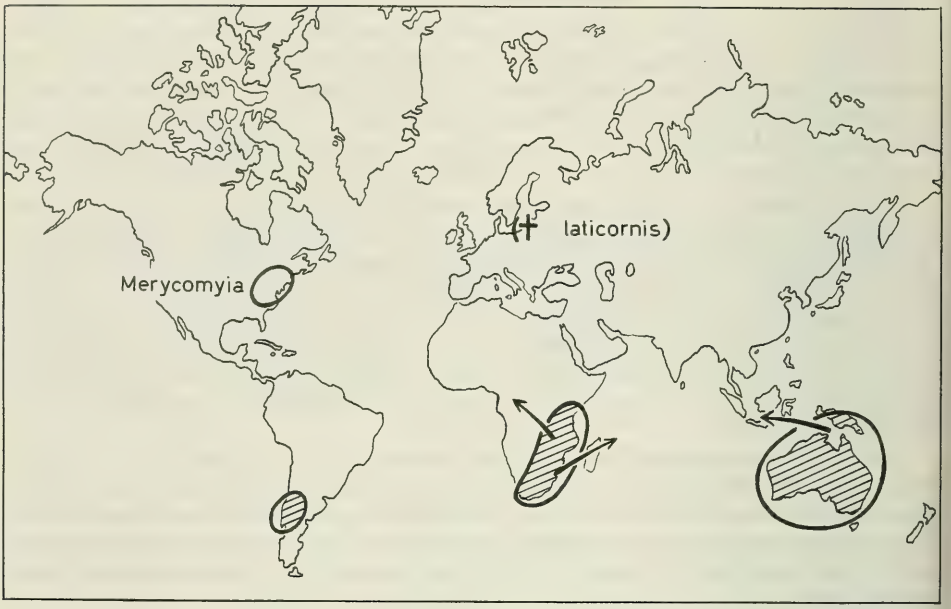


Abb. 60. Geographische Verbreitung der Tribus Bouvieromyiini (Fam. Tabanidae, Chrysopinae). Die Art *laticornis* aus dem Baltischen Bernstein gehört wahrscheinlich nicht hierher: siehe den Text S. 43—47.

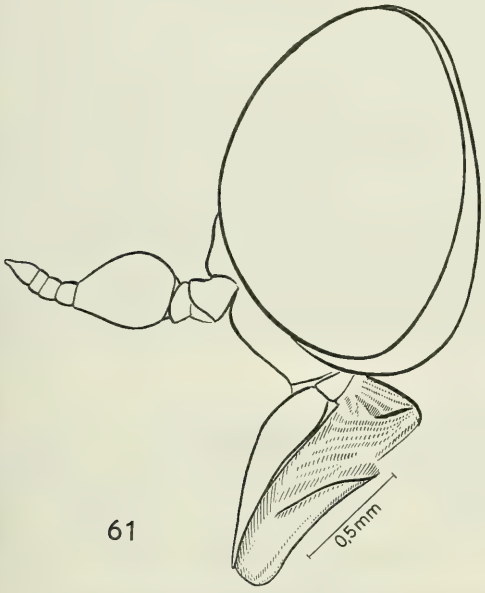
1. die australische Artengruppe von *Mesomyia* zusammen mit den „Gattungen" *Eucompsa, Phibalomyia, Pseudopangonia;*
2. die äthiopische Artengruppe von *Mesomyia* zusammen mit den „Gattungen" *Dasycompsa, Pronopes, Rhigioglossa, Aegophagamyia, Bouvieromyia, Triclida, Discione, Aphotriclista;*
3. die chilenisch-argentinische Artengruppe von *Mesomyia* (Subgenus *Veprius*);
4. die nearktische Gattung *Merycomyia;*
5. die Tribus Rhinomyzini;
6. die Tribus Chrysopini.

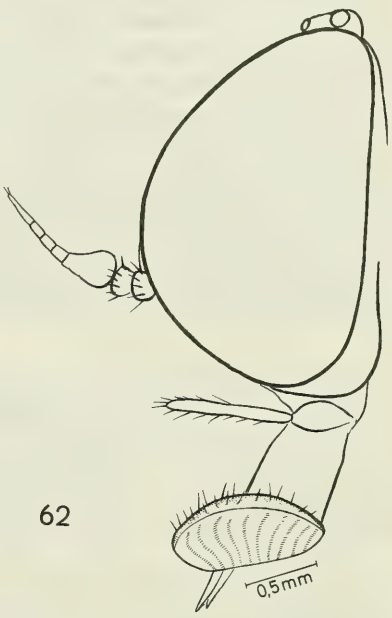
Die erste Frage, die geprüft werden müßte, ist die: ob wirklich für alle 6 angeführten Gruppen Monophylie angenommen werden darf. Läßt sich das hinreichend begründen, dann müssen die Verwandtschaftsbeziehungen geklärt werden, die zwischen diesen Gruppen bestehen. Dafür gibt es eine Reihe verschiedener Möglichkeiten, und die Antwort auf die Frage, wie der Nachweis einer Art mit den diagnostischen Merkmalen der sogenannten Gattung *Mesomyia* (im Sinne der gegenwärtigen Systematik) im Eozän Nordeuropas zu beurteilen ist, würde in jedem Falle etwas anders ausfallen müssen.

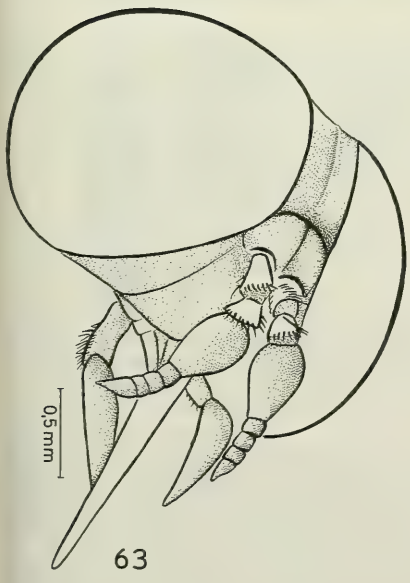
Solche Fragen zu stellen und den Versuch zu ihrer Beantwortung zu machen, so langwierig und mühsam er immer sein möge, ist die Aufgabe der „phylogenetischen Systematik", die ihr weder von der numerischen Taxonomie noch irgendeiner anderen Form von Systematik abgenommen werden kann.

Mackerras (1963) steht der konsequent-phylogenetischen Systematik wohlwollend, obwohl nicht vollkommen zustimmend, gegenüber und erkennt ihre entscheidende Bedeutung für die Tiergeographie an, möchte im übrigen aber paraphyletische Gruppen im System zulassen. Das vorstehende Beispiel sollte zeigen, daß nicht nur für die Tier-

geographie, sondern auch für die Beurteilung von Fossilien die Ausmerzung paraphyletischer Gruppen (wie wahrscheinlich die Gattung *Mesomyia* eine ist) aus dem System entscheidende Bedeutung hat, selbst wenn diese nur darin bestünde, zu zeigen, daß einem bestimmten Fossil eine bestimmte angenommene Bedeutung n i c h t zukommt.







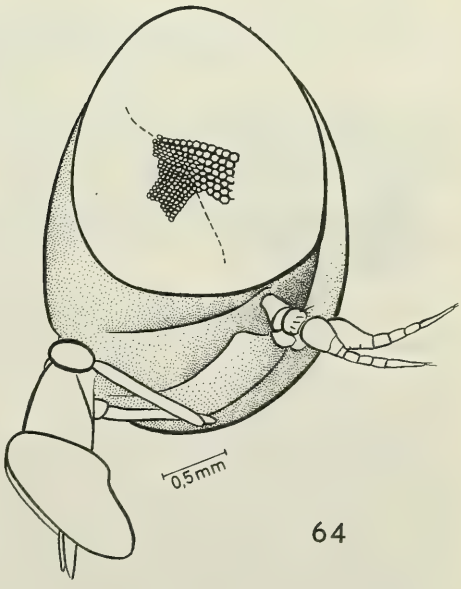


Abb. 61—64. Kopf von „*Silvius*" *laticornis* Loew (61: ♀ aus dem Paläontologischen Institut der Humboldt-Universität Berlin; 62: ♀ aus der Sammlung Bachofen-Echt, München; 63, 64: ♂ aus der Königsberger Bernsteinsammlung).

Die Annahme, daß „*Silvius*“ *laticornis* Loew zu den ursprünglichsten Chrysopinae (Gattung *Mesomyia* im Sinne der gegenwärtigen Systematik) gehört, erhält einen entscheidenden Stoß durch die Entdeckung eines Männchens, das in der Königsberger Bernsteinsammlung bisher als Vertreter der „Familie Leptidae“ bezeichnet war. Dieses Männchen unterscheidet sich erheblich von den Weibchen. Die meisten Unterschiede (zusammenstoßende Augen mit Differenzierung der Fazetten, Palpen, Fühler?) lassen sich aber durch den Geschlechtsdimorphismus erklären, der in ähnlicher Form auch bei rezenten Arten vorkommt. Am unsichersten ist diese Deutung bei den Fühlern, zumal diese beim Männchen usprünglicher gebaut zu sein scheinen als bei den Weibchen, und die ursprünglicheren Merkmale im allgemeinen nicht bei den Männchen, sondern bei den Weibchen vorzukommen pflegen. Da sich aber sonst keine Unterschiede zwischen dem einzigen Männchen und den 5 Weibchen erkennen lassen, möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß alle vorliegenden Exemplare zur gleichen, stark sexualdimorphen Art gehören. Die Bedeutung des Männchens liegt darin, daß sein Kopulationsapparat hinreichend deutlich zu erkennen ist. Er scheint zu beweisen, daß das vorliegende Männchen (bzw. die Art *laticornis?*) nicht zu den Chrysopinae, sondern zu den Pangoniinae gehört.

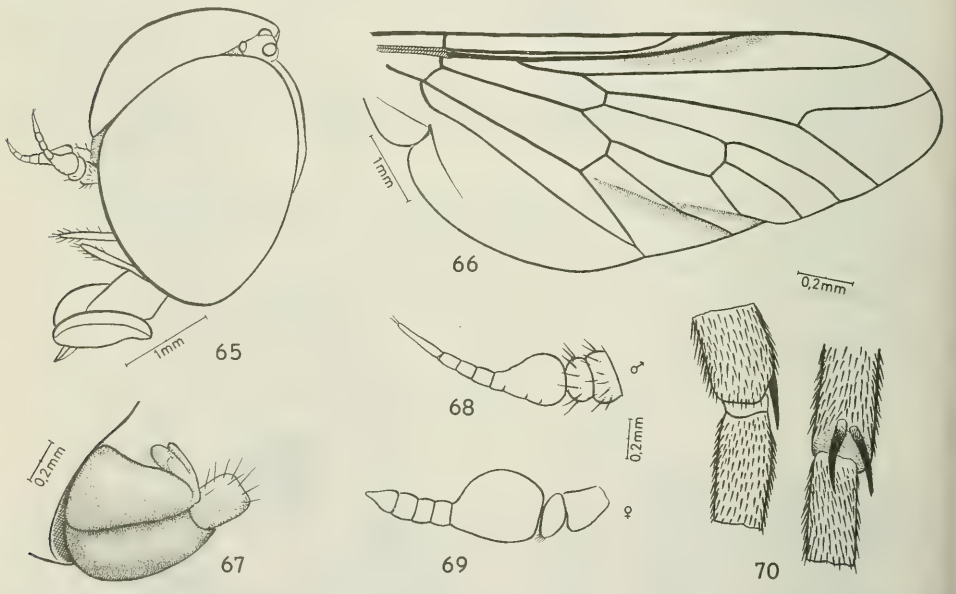


Abb. 65—70. „*Silvius*“ *laticornis* Loew. Kopf (65), Flügel (66) und Hypopygium (67) des Männchens. Fühler des Männchens (68) und des Weibchens (69) in gleicher Vergrößerung. Spitzen der Hinterschienen (t_3) des Männchens (70).

Nach Mackerras (1955, p. 453) gibt es unter den rezenten Pangoniinae solche, bei denen der basale Teil des „3. Fühlergliedes“ mehr oder weniger vollständig kompakt geworden ist und die apikalen Ringe auf 4 oder weniger reduziert worden sind. Das würde auch auf „*Silvius*“ *laticornis* aus dem Bernstein zutreffen (Abb. 68, 69). Es ist nach Mackerras fast unmöglich, diese Gruppe auf Grund äußerer Merkmale von einigen ursprünglichen Bouvieromyiini (also Chrysopinae) zu unterscheiden. Die einzigen sicheren Unterschiede liefert in diesen Fällen nach Mackerras das Hypopygium. Das 9. Tergit des Männchens ist nur bei den Pangoniinae ein großes ungeteiltes Chitin-

schild, während es bei den Chrysopinae wie bei allen anderen Unterfamilien in der Mitte geteilt ist. Bei dem Männchen aus dem Bernstein (Abb. 67) bildet das 9. Tergit eine große, ziemlich stark gewölbte Platte, die mehr dem 9. Tergit der rezenten Pangoniinae als dem anderer Unterfamilien gleicht. Da diese Platte stark mit Luft überzogen und anscheinend auch verschmutzt ist, wäre eine Trennungslinie in der Mitte allerdings auch dann wohl kaum zu erkennen, wenn sie vorhanden sein sollte. Es ist auch möglich, daß das 9. Segment, ähnlich wie andere Segmente des Abdomens, sekundär aufgetrieben ist.

Da nach MACKERRAS (1954, p. 437, Fußnote) das 9. Tergit auch bei einigen Bouvieromyiini (*Aegophagomyia* und wenigen Arten von *Mesomyia)* in der Mittellinie nicht ganz geteilt ist, kommt der Tatsache, daß bei dem Männchen aus dem Bernstein das bewegliche Endglied der Parameren (der sogenannte Stylus nach der Terminologie von MACKERRAS) deutlich zweispaltig zu sein scheint (Abb. 67), entscheidende Bedeutung zu. Das ist ein wahrscheinlich abgeleitetes Merkmal, das nach MACKERRAS nur bei der Tribus Pangoniini vorkommt, die nach MACKERRAS in allen tiergeographischen Regionen außer der orientalischen und der äthiopischen verbreitet ist. Danach würde die Art aus dem Bernstein in diese Gruppe gehören, und die Frage, ob die Pangoniinae im ganzen als monophyletische Gruppe anzusehen sind, braucht nicht weiter erörtert zu werden.

Bis jetzt kann die Frage, ob das einzige aus dem Bernstein bekannte Männchen zur gleichen Art gehört wie die Weibchen, noch nicht als entschieden gelten. Selbst die Möglichkeit, daß Männchen und Weibchen zu verschiedenen Unterfamilien (Pangoniinae und Chrysopinae) gehören, ist nicht ganz ausgeschlossen. Diese Frage kann, wenn überhaupt, nur von einem guten Kenner der rezenten Tabanidae entschieden werden, der allein auch einen genaueren Vergleich mit rezenten Gattungen durchführen könnte.

Ein Gewinn ist auf jeden Fall die Erkenntnis, daß die Tabanidae aus dem Bernstein nicht zu der weit verbreiteten und relativ abgeleiteten Tribus Chrysopini gehören, wie es nach ihrer ursprünglichen Beschreibung in der Gattung *Silvius* zu sein schien.

„*Silvius*"[2] *laticornis* Loew (Abb. 61—72)

1850 LOEW, Programm Realschule Meseritz 1850, p. 40: nomen nudum
1902 MEUNIER, Ann. Sci. Nat. Zool. Paris 16, p. 396, Taf. 2, Fig. 1: Fühler

Vorliegendes Material:

1 ♀ ohne Nummer. Institut und Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität Berlin, coll. BERENDT; vielleicht das von LOEW 1850 erwähnte Exemplar, aber ohne entsprechende Bezeichnung.
1 ♀ Nr. Z 3099. Bernsteinsammlung Königsberg: eines der beiden von MEUNIER 1902 erwähnten Tiere.
1 ♀ ohne Nummer und ohne Herkunftsangabe: Bernsteinsammlung Königsberg.
2 ♀♀ Nr. E. 4 und E. 216: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, coll. BACHOFEN-ECHT.
1 ♀ „Preußen, Min. Mus., 1865" Univ. Zool. Museum, Kopenhagen.
1 ♂ ohne Nummer und ohne Herkunftsangabe: Bernsteinsammlung Königsberg.

Eine genaue Beschreibung des vorliegenden Materials hätte nur Sinn, wenn sie im Vergleich mit den wahrscheinlich nächstverwandten rezenten Gattungen durchgeführt werden könnte. Das wäre nur von einem guten Kenner der Tabanidae zu leisten. Möglicherweise ist die Zeit dafür aber noch gar nicht reif, weil mehrere Gattungen, die vielleicht für einen genaueren Vergleich mit der Bernstein-Art wichtig wären, bis jetzt noch völlig unzureichend bekannt sind.

♀: Stirn verhältnismäßig lang und schmal, in der Mitte mit einem schmalen, niedrigen Kiel. Ozellen gut entwickelt. Augen bei oberflächlicher Betrachtung nackt. Untersuchung mit starker Vergrößerung zeigt aber, daß eine sehr kurze und zerstreute Be-

[2] Die Art gehört bestimmt nicht in die Gattung *Silvius*. Aus den oben angeführten Gründen muß aber vorläufig auf die Schaffung eines neuen Gattungsnamens verzichtet werden.

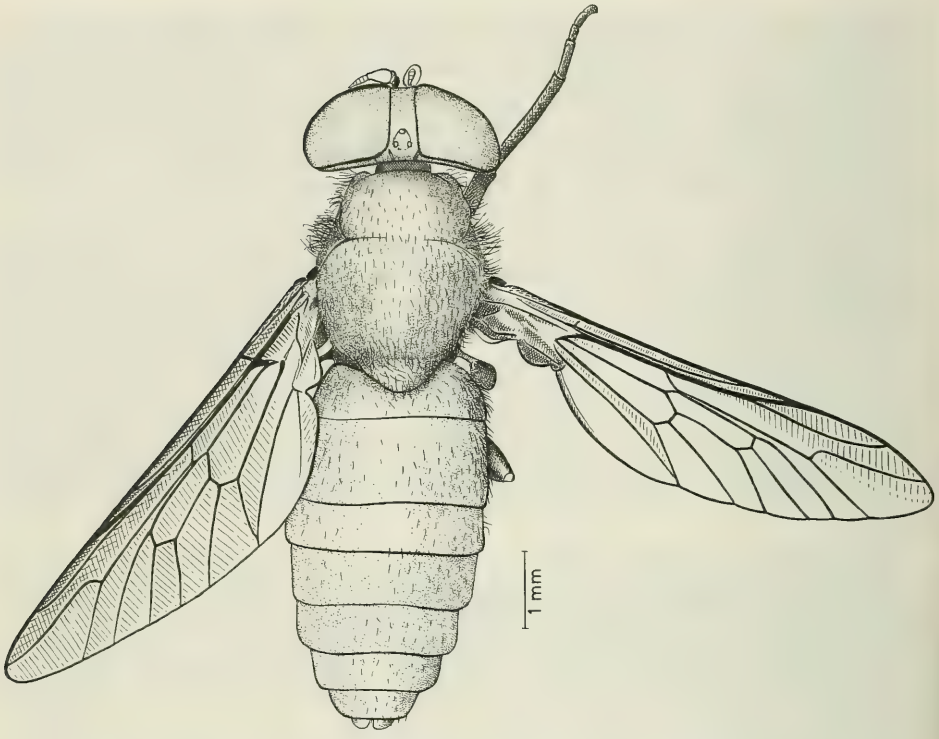


Abb. 71. Habitus von „*Silvius*“ *laticornis* Loew ♀ (Nr. Z 3099 der Königsberger Bernsteinsammlung). Dorsalansicht.

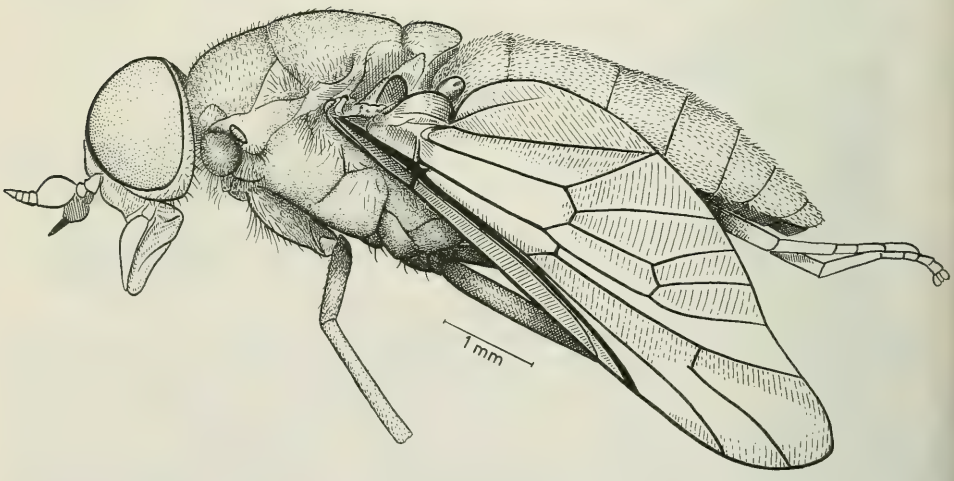


Abb. 72. Habitus von „*Silvius*“ *laticornis* Loew ♀ (Paläontologisches Institut und Museum der Humboldt-Universität Berlin). Seitenansicht.

haarung vorhanden ist. Fühler kurz; die beiden Grundglieder nicht verlängert; 3. Glied verbreitert, am Ende mit 4 selbständigen Gliedern. Rüssel kurz und kräftig, mit großen Labellen. Palpen etwas sichelförmig, 2. Glied an der Wurzel breit, am Ende zugespitzt.

Thorax und Abdomen kurz behaart.

Flügel ohne erkennbare Zeichnung. Nur der Endabschnitt von r_1 ist braun gesäumt. sc auf der Unterseite nackt. r_1 oberseits mit 3 unregelmäßigen Reihen von Börstchen. Alle Flügelzellen mit Ausnahme der Analzelle offen. r_4 bei 5 von den 6 mir vorliegenden Exemplaren (auch beim ♂) ohne Aderanhang („Appendix"). Für den Vergleich mit den Pangoniini, bei denen meist ein Aderanhang vorhanden ist, ist es aber vielleicht nicht ohne Bedeutung, daß MEUNIER (1902) angibt: „Chez un des types, la troisième nervure longitudinale est ornée d'un appendice ..." Offenbar war das bei dem verschollenen ♀ Nr. 98 aus der coll. KLEBS der Fall. Nur bei dem ♀ aus Berlin, das vielleicht als „Typus" LOEWS angesehen werden muß, ist ein kurzer Aderanhang vorhanden (Abb. 72). t_3 mit 2 Endspornen.

♂: Augen in der Mittellinie über eine lange Strecke zusammenstoßend. Die oberen Augenfazetten wesentlich größer als die im unteren Augendrittel. Ozellen auf einem stark hervortretenden Höcker. Fühler länger und schlanker als beim ♀. Das 3. Glied ist viel weniger verbreitert. In seinem Endabschnitt sind durch seichte Furchen 3 Glieder unvollkommen abgeteilt. Vollkommen frei sind aber wie beim ♀ nur 4 Geißelglieder, die aber länger sind als beim ♀. Das gilt besonders für das pfriemenförmige Endglied. Das 2. Glied der Palpen ist stabförmig. Hypopygium wie oben beschrieben.

Andere Unterschiede sind nicht zu erkennen.

Literaturverzeichnis

CARRERA, M.: Contribuição ao conhecimento do gênero *Rachicerus* Walk., 1854. — Papéis avulsos Dept. Zool. Secret. Agrar. São Paulo 5, p. 119—134, 1945.

CHILLCOTT, J. G.: The Genus *Bolbomyia* Loew. — Canad. Ent. 93, p. 632—636, 1961.

— A New Genus of Rhagionidae (Diptera) with Notes and Descriptions of *Bolbomyia* Loew. — Canad. Ent. 95, p. 1185—1190, 1963.

COCKERELL, T. D. A.: Fossil insects and a crustacean from Florissant, Colorado. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 28, p. 275—288, 1910.

— Some Eocene insects from Colorado and Wyoming. — Proc. U. S. Nat. Mus. Washington 59, no. 2358, p. 29—39, 1921.

CURRAN, C. H.: The Families and Genera of North American Diptera. New York 1934.

EDWARDS, F. W.: A Note on the Genus *Vermitigris*, Wheeler. — Stylops 1, p. 217—220, 1932.

— "Worm-lions" from Portugal and the Sudan, with a description of a new species. — Proc. Roy. Ent. Soc. London 10, p. 54—57, 1935.

ENDERLEIN, G.: Über die phyletisch älteren Stratiomyiidensubfamilien (Xylophaginae, Chiromyzinae, Solvinae, Beridinae und Coenomyiinae). — Mitt. zool. Mus. Berlin 10, p. 151—214, 1921.

FREY, R.: Studien über ostasiatische Dipteren III. Rhachiceridae, Rhagionidae, Hilaromorphidae. — Notulae Ent. 34, p. 1—25, 1954.

HANDLIRSCH, A.: Die fossilen Insekten. Leipzig 1908.

HENDEL, FR.: Zweiflügler oder Diptera II: Allgemeiner Teil, in E. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 11, Jena 1928.

— Diptera — Fliegen, in KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, 1936—1937.

HENNIG, W.: Die Gattung *Rhachicerus* Walker und ihre Verwandten im Baltischen Bernstein. — Zool. Anz. 123, p. 33—41, 1938.

— Die Larvenformen der Dipteren III. Berlin 1952.

— Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388, 1954.

— Bemerkungen zur Synonymie einiger Gattungen der niederen Brachycera. — Beitr. Ent. 5, p. 426—428, 1955.

JAMES, M. T.: Xylophagidae, Xylomyidae, Stratiomyiidae, in STONE et alii, A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. Washington, D. C., 1965.

KRÖBER, O.: Katalog der paläarktischen Tabaniden nebst Bestimmungstabellen und Zusätzen zu einzelnen Arten sowie Neubeschreibungen. — Acta Inst. Mus. Zool. Univ. Athen. 2, p. 57—245, 1938.

Leclercq, M.: Révision systématique et biogéographique des Tabanidae (Diptera) paléarctiques I. Pangoniinae et Chrysopinae. — Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. (2) 63, p. 1—77, 1960.

Lindner, E.: Neotropische Stratiomyiiden des Britischen Museums in London. — Ann. Mag. Nat. Hist. (12) 1, p. 782—821, 1949.

— 18. Stratiomyiidae, in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region 4, pt. 1, Stuttgart 1936—1938.

Loew, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz, p. 1—44, 1850.

Mackerras, J. M.: The Classification and Distribution of Tabanidae. — Austral. Journ. Zool. 2, p. 431—454, 1954, und l. c. 3, p. 439—511, 583—633, 1955.

— The Classification of Animals. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 88, p. 324—335, 1963.

Malloch, J. R.: Notes on exotic Diptera (1). — Stylops 1, p. 112—120, 1932 a.

— Rhagionidae in: Diptera of Patagonia and S. Chile 5, p. 199—235, 1932 b.

Malloch, J. R., C. T. Greene & W. L. McAtee: District of Columbia: Rhagionidae. — Proc. Ent. Soc. Wash. 33, p. 213—220, 1931.

Meunier, F.: Note sur les Leptidae de l'ambre. — Bull. Soc. Ent. France (1892), p. LXXXIII, 1892.

— Observations sur quelques Diptères tertiaires et catalogue bibliographique complet sur les Insectes fossiles de cet Ordre. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 19, Mém., p. 1—17, 1895.

— Révision des diptères fossiles types de Loew conservés au Musée Provincial de Koenigsberg. — Misc. Ent. 7, p. 161—165, 169—182, 1899.

— Études de quelques Diptères de l'ambre. — Ann. Soc. Sci. Nat. Zool. Paris 16, p. 395—405, 1902 a.

— Sur quelques diptères (Xylophagidae, Therevidae, Arthropidae, Stratiomyiidae . . .) de l'ambre de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 32, p. 258—266, 1909 a.

— Déscription de quelques diptères de l'ambre. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 26, p. 96—104, 1902 b.

— Les Phoridae et les Leptidae de l'ambre de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 33, p. 97—101, 1909 b.

— Les Phoridae et les Leptidae de l'ambre de la Baltique. — Comptes Rend. Acad. Sci. Paris 147, p. 1362—1363, 1908.

— Les Stratiomyides de l'ambre de la Baltique. — Bull. Soc. Ent. France (1910), p. 199—201, 1910.

— Monographie der Leptiden und der Phoriden des Bernsteins. — Jahrbuch preuß. geol. Landesanstalt 30 (1909), II, p. 63—90, 1912.

— Sur quelques diptères (Bombylidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) de l'ambre de la Baltique. — Tijdschr. Ent. 59, p. 274—286, 1916.

Oldroyd, H.: A new *Vermitigris* from Borneo. — Proc. Roy. Ent. Soc. London (B) 16, p. 21—22, 1947.

— The Horse-flies (Diptera: Tabanidae) of the Ethiopian Region III. London 1957.

Paramonow, S. J.: Zur Entomofauna des Bernsteins. — Trav. Inst. zool. Biol. Acad. RSS Ukraine No. 18 (1936), p. 53—64, 1938.

— A review of Australian Nemestrinidae. — Austral. Journ. Zool. 1, p. 242—290, 1953.

— A review of Australian Leptidae. — Austral. Journ. Zool. 10, p. 113—169, 1962.

Pechuman, L. L.: A synopsis of New World species of *Vermileo*. — Bull. Brooklyn Ent. Soc. 33, p. 84—89, 1938.

Pleske, Th.: Révision des espèces paléarctiques des familles Erinnidae et Coenomyiidae. — Enc. Ent. B II, Dipt., p. 161—184, 1926.

Rohdendorf, B. B.: Mesozoische Dipteren aus Kara-tau I. Brachyceren und einige Nematoceren. — Trudy paleontolog. Inst. Akad. Nauk SSSR 7, p. 29—67, 1938.

— Ordnung Diptera in: Osnowy Paleontologii 9 (Myriopoda, Insecta, Chelicerata), p. 307—344, Moskau 1962.

— Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleontolog. Inst. Akad. Nauk SSSR 100, p. 1—311, 1964.

Ross, H. H.: A Textbook of Entomology, 3. Ed. New York, London, Sydney 1965.

Séguy, E.: Diptères (Brachycères) in: Faune France 13 (Vermileoninae p. 92—95). Paris 1926.

Steyskal, G. C.: A revision of the nearctic species of *Xylomyia* and *Solva*. — Papers Michigan Acad. Sci., Arts, Letters 31, p. 181—190, 1947.

— A suggested classification of the lower brachycerous Diptera. — Ann. Ent. Soc. Amer. 46, p. 237—242, 1953.

Stuckenberg, B. R.: Notes on the Genus *Arthroteles* Bezzi, with Descriptions of Two New Species. — Ann. Natal Museum 13, p. 313—335, 1956.

— New species of *Atherimorpha* White from South Africa. — Proc. Roy. Ent. Soc. London (B) 25, p. 142—146, 1956.

— XII. Diptera (Brachycera): Rhagionidae. — South African Animal Life 7, p. 216—308, 1960.

— Records and Descriptions of Blepharoceridae, Erinnidae and Rhagionidae from South Africa. — Ann. Natal Mus. 15, p. 109—124, 1961.

— A new species of *Lampromyia* Macquart from the Richtesveld. — Journ. Ent. Soc. S. Africa 28, p. 107—109, 1965.

— Notes on the palaearctic species of *Vermileo*, with the description of a new species from Crete. — Proc. Roy. Ent. Soc. London (im Druck).

Szilády, Z.: Die paläarktischen Rhagionidae. — Ann. Mus. Nat. Hungar. 28, p. 229—270, 1934.

Wheeler, W. M.: Demons of the Dust. London 1930.

Nachtrag

Nachträglich konnte ich in der Sammlung des Entomology Research Institute, Ottawa, noch die Gattung *Glutops* untersuchen. Auch hier sind im Fühler nur 8 Geißelglieder (im ganzen also 10 Fühlerglieder) vorhanden. Currans Abbildung ist daher falsch. *Glutops* hat nicht mehr Fühlerglieder als alle anderen Brachycera mit Ausnahme der Rachiceridae.

Die Schreibweise Stratiomyiidae, Stratiomyiodea und Stratiomyiidea ist nicht ganz korrekt. Da diese Namen von *Stratiomys* und nicht von *Stratiomyia* abgeleitet sind, müssen sie Stratiomyidae, Stratiomyoidea und Stratiomyidea lauten.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

Acme
Bookbinding Co., Inc.
100 Cambridge St.
Charlestown, MA 02129

Date Due

APR 1981

JAN 31 1982

MCZ ERNST MAYR LIBRARY

3 2044 118 635 200